Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Blätter von Sparganium ramosum und Typha latifolia

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Alexander Pessel

aus Schönebeck a. d. Elbe

Marburg 1929

Druckerei K. Euker

Als Dissertation angenommen am 15. Oktober 1928.
Berichterstatter: Herr Professor Dr. P. Clausen.
Tag der mündlichen Prüfung: 28. November 1928.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinen Eltern!

Inhalts-Uebersicht.

A. Einleitung.

B. Methodik:
Material; Fixierung; Einbetten, Schneiden, Färben; Mazeration; Mikroskopische Untersuchung.

C. Eigene Untersuchungen:

I. Sparganium ramosum:

a) Äußere Morphologie der Achse und des Blattes.

b) Entwicklung der Blattgestalt.

c) Verteilung, Bau und Entwicklung der Blattelemente:

1. Luftkammern,
2. Leitbündel,
3. Sklerenchymfaserbündel,
4. Spaltöffnungen,
5. Kristallzellen:
   a) Kristalldrusenzellen, b) Raphidenzellen,
6. Schleimdrüsen.

II. Typha latifolia:

a) Äußere Morphologie der Achse und des Blattes.

b) Entwicklung der Blattgestalt.

c) Verteilung, Bau und Entwicklung der Blattelemente:

1. Luftkammern,
2. Leitbündel,
3. Sklerenchymfaserbündel,
4. Spaltöffnungen,
5. Kristallzellen:
   a) Kristalldrusenzellen, b) Raphidenzellen, c) Zellen mit Einzelkristallen,
6. Schleimdrüsen.

D. Zusammenfassung.

E. Literaturverzeichnis.

F. Vergrößerungstabelle der Figuren.

A. Einleitung.

Die botanische Literatur ist reich an Arbeiten über die Entwicklung des Blattes. Eine Übersicht über die ältere Literatur gibt Eichler (1861) in seiner berühmten Dissertation „Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes". Weitere Angaben finden sich bei Deinega (1898), Herrig (1915), Schmidt (1924) und Zimmermann (1928). Fast alle Untersucher bearbeiteten jedoch vornehmlich die Anfangsstadien und gingen auf die Differenzierung in die einzelnen Elemente nicht näher ein. Es erschien daher angebracht, diese weiteren Entwicklungsvorgänge einmal genauer zu untersuchen. Ich wählte hierzu zwei nahe verwandte Objekte: *Sparganium ramosum* und *Typha latifolia,* deren Blätter trotz großer Verschiedenheit in ihrer äußeren Gestalt anatomisch einander so ähnlich sind, daß sich eine gemeinsame Behandlung empfiehlt. Die Zweizeiligkeit der Blätter begünstigt die Anfertigung der Mikrotomschnitte. Von Nachteil jedoch ist das Fehlen einer deutlichen Schichtensonderung im flachen Vegetationskegel. Ich sah mich infolgedessen genötigt, auf ein näheres Studium der ersten Entwicklungsstadien der Blätter zu verzichten und meine Untersuchungen auf die Differenzierung der einzelnen Blattelemente zu beschränken. Über die Blätter von *Typha* und *Sparganium* ist bisher wenig gearbeitet worden. S. Schwendener beschreibt 1874 in den Blättern der beiden Gattungen ein System der subepidermalen Träger (1874 S. 79—81) und gibt 6 Abbildungen. Auf Seite 104 befaßt er sich mit der auffälligen Torsion des *Typha*blattes und kommt zu der Deutung, daß sie eine Einrichtung sei, durch die das Blatt großem Winddrucke begegnen könne. Der erste, der 1876 in seinen „Vergleichenden Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen" (1876 S. 89 ff.) näher auf die Blätter von *Typha latifolia* eingeht und neben anderem über die Insertion und Anatomie der Blätter, besonders über die Schleimzellgruppen und die „Skelettstränge" berichtete, ist wohl P. Falkenberg gewesen. In de Barys „Vergleichender Anatomie der Vegetationsorgane" (1877) sind hier und da kurze Bemerkungen über die Blätter von *Typha* und *Sparganium* verstreut. Im Jahre 1879 widmet Haberlandt der Entwicklung der Bastbündel von *Typha latifolia* einen kurzen Abschnitt.

Als nächste Arbeit findet man in den Malpighia *9,* 3—30 (1895) eine Abhandlung von Saccardo: Ricerche sull'anatomia delle *Typhaceae",* der 6 Tafeln beigegeben sind. Der Verfasser vergleicht

die morphologischen und anatomischen Merkmale von *Typha* und *Sparganium* und von den *Pandanaceen*. Mehrere anatomische Figuren, darunter auch solche von den Blättern, sind beigegeben.

Als in und nach dem Weltkriege der Bedarf an Faserstoffen aus den üblichen Rohprodukten nicht mehr gedeckt werden konnte, wurden Versuche mit den Fasern aus dem *Typha*blatt angestellt. In jener Zeit entstanden zwei Arbeiten, die sich auch mit der Blattanatomie von *Typha* befaßten. Beide Arbeiten erschienen im Jahre 1919.

Die erste, „*Typha* als Nutzpflanze" von Graebner, Medlewska und Zinz, behandelt *Typha latifolia* und *Typha angustifolia*. Außer allgemeinen Bemerkungen über die Anatomie des Blattes bringt sie nähere Ausführungen über die Faserbündel und ihre Entwicklung.

Gänzlich im Vordergrunde steht, soweit es *Typha* angeht, die technische Verwertbarkeit der *Typha*fasern ebenfalls in der Arbeit von H. Reimers (1919). Der Verfasser untersuchte übrigens nur *Typha angustifolia*, wovon er auch den anatomischen Bau der Blätter beschreibt.

Die Ergebnisse dieser beiden Abhandlungen sind zusammenfassend bearbeitet bei Wiesner (1927, S. 648—649).

Zwei Monographien der *Typhaceae* und *Sparganiaceae* enthalten kurze Beschreibungen der Blätter. Die eine befindet sich in A. Englers Werk „Das Pflanzenreich" IV, 8 und 10 (1900) und ist von P. Graebner bearbeitet. Die andere Monographie steht in der „Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas" von Kirchner, Loew und Schröter (1908, Bd. I, Abt. 1, S. 346—394). Die letzte Arbeit ist die eingehendere; sie bringt auch Figuren, die sich auf die Blätter beziehen und enthält ausführliche Literaturangaben.

Damit wäre die Aufzählung der die Blätter von *Sparganium* und *Typha* betreffenden Literatur, soweit sie mir bekannt geworden ist, erschöpft. Ich habe es mir erspart, schon hier auf die Angaben der einzelnen Verfasser näher einzugehen, denn ich werde die Arbeiten an passender Stelle in meinen Ausführungen besprechen oder zitieren. Dort sollen auch diejenigen Werke angeführt werden, die zwar *Sparganium* und *Typha* nicht berücksichtigen, aber an anderen Pflanzen analoge Elemente behandeln, wie z. B. die Arbeiten über Schleimdrüsen von Raciborski, Schilling usw.

Es bleibt mir noch übrig, die Werke zu nennen, die mich in der Technik und Methodik meiner Arbeit berieten. Das sind vor allem zwei: H. Molisch, „Mikrochemie der Pflanze" (1923) und Strasburger-Koernicke, „Das Botanische Praktikum" (Jena 1913). In die Mikrotomtechnik wird man gut eingeführt durch ein kleines Buch von H. Sieben: „Einführung in die botanische Mikrotechnik" (1913).

B. Methodik.

Material.

Das zur Untersuchung verwandte Material stammte, soweit es *Typha latifolia* betrifft, aus dem Teich des botanischen Gartens der Universität Marburg. *Sparganium ramosum* fand ich an den Ufern der Lahn am Wehrdaerweg.

Fixierung.

Die Pflanzen wurden kurz unterhalb des Vegetationskegels durchschnitten. Darauf wurde der obere Teil von den ausgewachsenen äußeren Blättern befreit, so daß schließlich beblätterte Sproßenden mit quadratischer Basis von ungefähr 0,5 cm Seitenlänge übrig blieben. Denkt man sich die drei Teile der Figur 46 aufeinandergesetzt und die drei vorderen Hälften zu den Teilstücken ergänzt, so hat man ein solches Sproßende vor sich. Die Fixierung geschah durch Chromessigsäure (in 100 ccm Lösung 3 ccm Eisessig und 1 g Chromsäureanhydrid) oder durch Juelsche Flüssigkeit (800 ccm Alkohol (65 Proz.), 16 ccm Eisessig, 16 g Zinkchlorid). Beide Gemische fixierten gut und riefen fast keine Schrumpfung hervor. Auch die Quellung der Zellwände war stets sehr gering.

Um ein gleichmäßiges und schnelles Eindringen der Fixierungsflüssigkeit auch in die innersten Gewebe zu erreichen, wurde die Luft aus den Knospen durch eine Wasserstrahlluftpumpe entfernt. Das Evakuieren wurde so lange fortgesetzt, bis die Knospen, wenn sie wieder unter normalem Luftdruck standen, alle in der Flüssigkeit auf den Boden gesunken waren. Dieser Zustand trat meist nach etwa 10 Minuten langem Verweilen im luftverdünnten Raume ein. Das Material blieb 24—36 Stunden in der Chromessigsäure. Für genügendes Fixieren in Juelscher Flüssigkeit reichten 4 Stunden; da das Gemisch rasch eindrang, war das Evakuieren überflüssig.

Einbetten, Schneiden, Färben.

Die mit Chromessigsäure fixierten Knospen wurden 2—4 Stunden lang in fließendem Wasser ausgewaschen. Hierzu benutzte ich oben offene, weite Glasröhrchen, die unten mit Müllergaze zugebunden waren und in einem Korkring, etwa 4 cm eintauchend, auf langsam fließendem Wasser in einem Glasgefäß schwammen. In diesen Röhrchen waren die zarten Knospen vor jeglicher Verletzung geschützt.

Über die aufsteigende Alkoholreihe (25 Proz., 50 Proz., 60 Proz., 70 Proz., 80 Proz., 90 Proz., 95 Proz., 2×100 Proz.) und die Alkohol-chloroformgemische (3+1, 2+2, 1+3) gelangten die Knospen in reines Chloroform und von da in Paraffin vom Schmelzpunkt 52 Grad.

Für das in Juelscher Flüssigkeit fixierte Material begann die Alkoholreihe gleich bei der 70 prozentigen Stufe.

An Stelle von Chloroform nahm ich anfangs auch Xylol, doch zog ich später Chloroform vor, da es wegen seiner höheren Dampftension schneller verdampfte und somit die Einbettungsdauer abgekürzt werden konnte, so daß die Objekte nach 4 tägigem Verweilen im Wärmeschrank zur Einbettung fertig waren.

Die Mikrotomschnitte, die mit einem Jung schen Schlittenmikrotom hergestellt wurden, hatten eine Schnittdicke von 15 μ.

Die Färbung der Schnittpräparate erfolgte nach Heidenhain mit Hämatoxylin-Eisenalaun, die Gegenfärbung des Cytoplasmas und der Membran mit Eosin-Nelkenöl.

Die ausgewachsenen Blätter untersuchte ich an Handschnitten durch Material, das in 70 prozentigem Alkohol oder in Juelscher Flüssigkeit fixiert war. Diese Handschnitte behandelte ich entweder mit Jodjodkaliumlösung oder ich färbte sie mit Hämalaun nach P. Mayer.

Mazeration.

Zum genaueren Studium der Sklerenchymfasern und Gefäße war es erforderlich, die Gewebe zu mazerieren. Auf Längsschnitte in beliebiger Richtung von Material, das mit Alkohol oder Juelscher Flüssigkeit fixiert war, ließ ich Alkoholsalzsäure (3 bis 5 + 1) 24 bis 48 Stunden bei 30—40 Grad einwirken, wusch mit Wasser aus und kochte etwa 5 Minuten in konzentrierter Ammoniaklösung (spez. Gewicht 0,91). Die Schnitte blieben noch 24—48 Stunden in dem konzentrierten Ammoniak, ebenfalls wieder bei 30—40 Grad, wurden dann gründlich ausgewaschen und schließlich mit Hämatoxylin-Eisenalaun oder Hämalaun gefärbt. Die chemischen Vorgänge bei dieser Mazeration sind folgende: Die Salzsäure verwandelt das Calciumpektat der Mittellamellen in Calciumchlorid und Pektinsäure; diese löst sich in der ammoniakalischen Flüssigkeit auf. Nunmehr können die Zellen mit Präpariernadeln oder durch Druck, den man auf das Deckglas ausübt, mit Leichtigkeit isoliert werden. Die Inhaltsbestandteile bleiben trotz dieser starken Agenzien überraschend gut erhalten.

Mikroskopische Untersuchung.

Die mikroskopische Untersuchung geschah mit einem Zeißmikroskop, das die Objektive A, C, E, homogene Immersion 1/12 und die Okulare 1, 3, 4, Comp. 12 besaß. Zum genauen Zeichnen benutzte ich einen Abbe schen Zeichenspiegel. Durch Kombination der Okulare 1, 3, 4 und der Objektive A, E, hom. Imm. 1/12 zeichnete ich mit 60, 710, 1340 facher Vergrößerung. Für schwächere Vergrößerungen (10 mal, 30 mal) benutzte ich ein Winkel sches G-Objektiv.

C. Eigene Untersuchungen.

I. Sparganium ramosum.

Bevor ich mit den Besprechungen der einzelnen Elemente, aus denen sich ein Blatt von *Sparganium ramosum* aufbaut, beginne, halte ich es für angebracht, zunächst einmal kurz auf ihre Verteilung im fertigen Blatt einzugehen. In Fig. 1a haben wir die wenig vergrößerte Abbildung eines Blattquerschnittes vor uns. O bedeutet die der Achse zugekehrte Oberseite des Blattes. Die Blattkanten (K) bilden den Übergang zwischen Ober- und Unterseite. Die zumeist fünf- oder sechseckigen Felder (1) geben die Lage und Form der Luftkammern an; bei 2 und 5 liegen gerade in Höhe des Schnittes Kammerquerwände, die sogenannten „Diaphragmen". In die Figur sind ferner die Leitbündel (3) eingetragen worden. Um ihre Orientierung zu kennzeichnen, habe ich den Gefäßteil schwarz, den Siebteil weiß gehalten. Die größeren Leitbündel liegen in der Nähe der Blattoberfläche; diejenigen, die auf der Ventralseite sich befinden, sind von einem kleineren Leitbündel auf der Außenseite begleitet, die der Dorsalseite dagegen von zweien, die auf beiden Seiten des größeren liegen. Kleine Leitbündel sind auch im Inneren des Blattes zu finden, wo 3 oder 4 Luftkammern aneinander stoßen (4), oder es befinden sich an diesen Stellen Sklerenchymfaserbündel (in dem Übersichtsbild Fig. 1 nicht eingezeichnet). Faserstränge finden sich ebenfalls unter der Epidermis zwischen den Leitbündeln, also über den Luftkammern. Besonders starke Faserbündel enthalten der dorsale Kiel und die Blattkanten (bei K). Leitbündel-Queranastomosen in den Diaphragmen sind bei 5 angedeutet.

Die Verteilung des Parenchyms ist aus Fig. 17 ersichtlich. Unter der Epidermis, die sowohl auf der Ventral- als auch auf der Dorsalseite Spaltöffnungen (S) besitzt, liegt in 2—4 (—5) Schichten das an Chloroplasten reiche Assimilationsparenchym (AP), das an der leichten, palisadenartigen Streckung der Zellen erkennbar ist. Die parenchymatischen Zellschichten, die innerhalb des Assimilationsparenchyms die Luftkammern umgeben und in denen die Leitbündel und Faserstränge eingebettet liegen, mögen als „Speicherparenchym" (SpP) bezeichnet werden. Nicht zu diesem Speichergewebe zähle ich die beiden Formen der Sternparenchymzellen, die die Diaphragmen bilden und die in einem Teil der Luftkammern vorkommen.

Auch auf die anatomische Entwicklung der Blattelemente soll hier vorerst nur kurz hingewiesen werden. Aus dem meristematischen Gewebe hebt sich die Blattanlage als Wulst heraus. Die Zellen des Blattes behalten ihre meristematische Form jedoch nicht lange. Das junge Blatt, das in Figur 24 abgebildet ist und den Vegetationskegel, an den es sich anlegt, noch nicht viel überragt, zeigt schon eine unverkennbare Differenzierung in mehrere Zellformen. In dem nun folgenden Wachstumsstadium wächst der obere Teil des Blattes, in dem die Zellteilungen bald aufhören, durch Streckung, und nur der basale Teil des Blattes wächst durch Zellvermehrung. Wir haben hier also eine interkalare Wachstumszone. Nähern wir uns, von ihr ausgehend, der Blattspitze, so gelangen wir von jungen Blattregionen mit jugendlichen, zumeist noch unverdickten Zellen allmählich in Regionen mit fertig ausgebildeten Elementen.

Ich werde im folgenden die Blattelemente einzeln besprechen, indem ich jedesmal ihre Verteilung im ausgewachsenen Blatt, dann ihren Bau im fertigen Zustand und schließlich ihre Entwicklung behandle. Alles weitere über die Einteilung ist aus der Inhaltsübersicht zu ersehen.

a) Äußere Morphologie der Achse und des Blattes.

Sparganium ramosum besitzt im Gegensatz zu *Sparganium simplex* und *Sparganium minimum,* die neben Luftblättern auch schlaffe, flutende Wasserblätter aufweisen, nur eine Form, die Luftblätter (Graebner 1900). Diese stehen an der Spitze der Ausläufer in zweizeiliger Anordnung. Dabei ist die eine Blattzeile auf der Dorsalseite, die andere auf der Ventralseite des Sprosses inseriert. Näheres über Morphologie und Anatomie der Achse sowie der übrigen Teile findet man bei Engler (1900), wo die *Sparganiaceae* von P. Graebner behandelt sind, und bei Kirchner, Loew und Schröter (1908).

Die Blätter jeder der beiden Reihen stehen nicht genau übereinander, sondern bilden eine schwache, meist rechts-läufige Schraube (Kirchner, Loew, Schröter 1908, S. 378); die Blätter selbst pflegen mehr oder minder stark rechts tordiert zu sein. In der Nähe der Stelle, wo das unterste Laubblatt inseriert ist, krümmt sich die Rhizomspitze nach aufwärts und bringt dadurch die Blätter in eine vertikale Stellung. Die Rhizomspitze ist gestaucht. Die inneren Blätter drängen infolge ihres Wachstums die äußeren zur Seite, so daß die Blätter einen um so größeren Winkel mit der Längsachse bilden, je weiter sie nach außen inseriert sind. Sie sind daher fächerförmig angeordnet.

In ihren Achseln entspringen Achselknospen, und zwar zumeist in der Achsel eines Blattes nur eine Knospe, jedoch findet man in alten Blattachseln eine seriale, obere Beiknospe, die allerdings normalerweise niemals zum Austreiben kommt.

Es gelangen nicht alle Achselknospen zur Weiterentwicklung; in der Regel wachsen nur die untersten zwei oder drei bis höchstens fünf zu ausläuferartigen Seitensprossen aus, indem sie ihr Deckblatt durchbrechen und in horizontaler Richtung sich strecken.

Wir wenden uns nunmehr der Morphologie des Luftblattes zu. Die Blätter von *Sparganium ramosum* sind in ihrem oberen Teil 1,5 bis 3 cm breit und erreichen im ausgewachsenen Zustand eine Länge von 1,5—2 m. Das Blatt zeigt keine scharfe Grenze zwischen seinem scheidenförmigen unteren Teil und seiner „Spreite". Es sei mir gestattet, diesen Ausdruck für den oberen Teil des Blattes zu gebrauchen, ohne damit Stellung zu nehmen zu der Phyllodientheorie der Monokotylenblätter.

Ich habe, um eine klare Vorstellung von der Gestalt des *Sparganium*blattes zu geben, in Figur 2a Ausschnitte eines ausgewachsenen Blattes in räumlicher Darstellung, von der Ventralseite gesehen, gezeichnet. Zwischen diesen mit den Buchstaben A—H bezeichneten Blattstücken sind längere Partien fortgelassen; man hat sich die älteren und jüngeren Blätter an der Basis abpräpariert und entfernt zu denken; die Narben des nächst- und drittälteren Blattes sind an dem Achsenausschnitt A mit 1 und 3 bezeichnet. Betrachtet man die Basis des Blattes (Fig. 2a, Ausschnitt A), so sieht man, daß der unterste Teil eine geschlossene Röhre bildet. Eine Grenzlinie zwischen dem linken und rechten Blattrand ist nicht zu erkennen. Erst von da an, wo die beiden Ränder getrennt sind (Fig. 2a, t), haben wir es mit einer auf der einen Seite offenen Röhre zu tun, deren Flanken kragenartig übereinander greifen. Mit Ausnahme eines einzigen Falles fand ich stets, daß die rechte Flanke die linke deckt (Fig. 2a). Die beiden Flanken liegen eine Strecke über dem Vegetationskegel übereinander (Fig. 2a B). Verfolgt man das Blatt weiter nach oben, so bemerkt man, daß die dünnen Flanken mehr und mehr zurückweichen und das nächstinnere Blatt, das dem untersuchten opponiert steht (in der Figur fortgelassen), freilassen. Wieder ein Stück weiter oben (D) hört die Scheide auf. Nun zeigt ein Querschnitt ungefähr die Form eines rechtwinkligen, gleichseitigen Dreiecks, dessen Hypotenuse von der Ventral- und dessen Katheten von der Dorsalseite des Blattes gebildet werden (Fig. 2a,D); die Mitte der Hypotenuse ist nach dem Blattinnern in einem Knick eingezogen. Von ihm aus verläuft die „Hypotenuse", wenn die Anwendung dieser Bezeichnung hier gestattet ist, in nach außen konvexen Kurven zur linken und rechten Blattkante. Die „Katheten" sind im unteren Teil des Blattes nach außen konvex (Fig. 2a, A—D), dann gradlinig (E) und weiter oben konkav (F). Der Rückenkiel ist demzufolge unten ziemlich stumpf und wird in den oberen Teilen des Blattes schärfer. Ungefähr in der Höhe, in der die Dorsalseiten aus der konvexen in die konkave Gestalt übergehen, verschwindet die Rinne in der Mitte der Ventralseite. In seiner Mitte beträgt die dorsal-ventrale Ausdehnung des Blattes etwa die Hälfte seiner Breite; dieses Verhältnis ändert sich nach der Spitze zu derart, daß die

Breite langsamer abnimmt, als die dorsal - ventrale Ausdehnung. Daraus resultiert ein Übergang aus der dreiseitig - prismatischen Form in eine abgeflachte Gestalt, bei der jedoch der Rückenkiel bis zur Blattspitze hin zu verfolgen ist, wenngleich er auch nahe der Blattspitze nur noch wenig über die dorsale Fläche hinausragt (Fig. 2a, D). Das Blatt läuft nach oben hin in eine stumpfe Spitze aus (Fig. 2a H).

b) Entwicklung der Blattgestalt.

Bevor ich auf die Entwicklung der Gestalt des Blattes eingehe, halte ich es für angebracht, den Vegetationskegel, aus dem das Blatt hervorgeht, kurz zu beschreiben. Seine Form läßt sich vergleichen mit der eines halben Ellipsoids, dessen größere Achse parallel der Blattquerrichtung verläuft. Ein Schnitt in dieser Richtung ist in Fig. 3b abgebildet. Schneidet man senkrecht zu dieser Ebene, also parallel der kleinen Achse, so erhält man ein Bild, wie es Fig. 3a darbietet. Man erkennt in dem Meristem deutlich die Kurven der periklinen Zellwände und zwischen diesen viele junge antikline Wände.

Wir wollen an Hand der Figur 4 die Beziehungen der Blätter zum Vegetationskegel näher betrachten. Die Figur 4 ist so entstanden, daß ich aus der Querschnittserie einer Ausläuferknospe, die junge Laubblätter, umschlossen von scheidigen Niederblättern, enthielt, 4 Schnitte genau zeichnete, deren Höhe über dem Vegetationskegel durch Auszählen der dazwischen liegenden Schnitte bestimmte und die Hälften dieser Zeichnungen in ihren gegenseitigen Abständen proportionalen Entfernungen mit einem passenden Längsschnitt kombinierte. Man muß dazu eine größere Anzahl von Schnittserien besitzen, um solche passenden Längs- und Querschnitte zu finden. Im vorliegenden Falle der Figur 4 brauchte ich im Verlauf der Linien des Längsschnittes nur geringe Kleinigkeiten zu ändern, um vollkommene Deckung des Längsschnittes mit den Querschnitten zu erreichen.

Die Querschnitte wurden in Parallelperspektive bei einem Winkel von 45 Grad zwischen den horizontalen und den nach rückwärts laufenden Linien und einer Verkürzung der nach hinten verlaufenden Abstände auf die Hälfte in die Fig. 4 eingetragen. In der Mitte des untersten Halbzylinders A ist der Vegetationspunkt zu sehen. Seine vordere Schnittfläche würde der von Fig. 3a entsprechen. Ihm zunächst befinden sich die jüngsten Blattanlagen, die ihn schützend einhüllen, während die älteren diese umgeben. Der Vegetationskegel ist der höchste Punkt der Achse; von ihm aus nach beiden Seiten biegt in leichtem Bogen nach abwärts die Grenze zwischen Achse und Blatt (Fig. 4, A, vordere Schnittebene). Auch in den anderen Richtungen senkt sich die Grenzlinie, doch ist dies aus der Figur nicht ersichtlich.

Ich habe den Blättern in der Reihenfolge ihres zunehmenden Alters Zahlen zugeordnet. Das jüngste Blatt (1) legt sich halb um den Vegetationskegel herum und neigt sich vertikal über ihm mit

seinem stumpfen oberen Teil gegen das Blatt 2, welches, dem ersten gegenüberstehend, die andere Seite des Vegetationskegels um- und übergreift. Diesem zweiten Blatt wiederum gegenüber, direkt hinter dem ersten, erhebt sich Blatt 3; sein muschelförmiger unterer Teil umschließt das erste Blatt völlig und seine Flanken reichen noch um die Kanten des zweiten Blattes herum, wie Querschnitt A der Figur 4 zeigt. Das vierte Blatt, welches das dritte mit seinen Flanken umfaßt, liegt wiederum vom fünften Blatt umgeben, und zwar so, daß die beiden Flanken des fünften Blattes sich im basalen Teile hinter dem vierten Blatte fast schon berühren und dadurch eine kurze, auf einer Seite nicht ganz geschlossene Röhre bilden. Weiter oben verkürzen sich die Flanken wieder so weit, daß das Blatt dort die Form der Spitze eines flachen Löffels besitzt. Der untere Teil des sechsten Blattes bildet schon eine Röhre, denn seine Flanken liegen etwas übereinander. Dieses sechste Blatt ist noch, wie die inneren, eine Laubblattanlage; vom siebenten ab haben wir es mit immer mehr den Schuppenblättern ähnelnden Niederblättern zu tun. Das siebente und die folgenden sind im unteren Teil zu einer vollkommenen Röhre verwachsen. Erst von einer bestimmten Entfernung von dem Vegetationskegel an ist die Scheide in zwei sich deckende Blattränder getrennt. Diese Trennungsstelle liegt um so höher, je weiter nach außen das junge Niederblatt gelegen ist.

Die Blätter 8 und 9 führen zwischen den größeren Leitbündeln ausgebildete Luftkammern, die in einer Schicht in unregelmäßiger Verteilung die Blätter durchziehen. Diese beiden äußeren Blätter sind von ihrem fertigen Zustand nicht mehr weit entfernt. Auch in dem oberen Teil des siebenten Blattes sind Luftkammern vorhanden, hier jedoch schon in zwei Reihen, ein Zeichen, daß das Blatt eine Übergangsstellung einnimmt zu den Laubblättern.

c) Verteilung, Bau und Entwicklung der Blattelemente.

Im folgenden gedenke ich auf die Verteilung, den anatomischen Bau und die Entwicklung der Elemente des Blattes von *Sparganium ramosum* einzugehen. Indem ich stets zuerst die Verteilung, dann den Bau und endlich die Entwicklung der einzelnen Elemente bespreche, werde ich der Reihe nach die Luftkammern, die Leitbündel, die Sklerenchymfasern, die Spaltöffnungen, die Kristallzellen und schließlich die Schleimdrüsen behandeln.

1. Luftkammern.

Verteilung.

Schon äußerlich fallen bei makroskopischer Betrachtung des ausgewachsenen Blattes von *Sparganium ramosum* die großen prismatischen Luftkammern auf, die das Blatt von oben bis unten durchsetzen. Blickt man auf die Blattfläche, so schimmern sie als helle Rechtecke durch das grüne Assimilationsgewebe hindurch; im Blattquerschnitt hingegen erscheinen sie als polygonale, meist 5—6 eckige Hohlräume, die durch dünne Wände voneinander getrennt sind. Einige

von ihnen sind mit einem lockeren, weißlichen Gewebe angefüllt, die meisten jedoch enthalten nur Luft. Die Verteilung der Luftkammern im Querschnitt ist aus Figur 1a und 5 zu ersehen. Sie liegen einigermaßen symmetrisch zu einer Lamelle, die von dem Rückenkiel zur Mitte der Ventralseite läuft (in Fig. 5 durch d, v, w gekennzeichnet) und sind in Reihen parallel den dorsalen Blattflächen angeordnet. Nach der Spitze zu nimmt die Zahl der im Querschnitt sichtbaren Kammern ab in dem Maße, wie das Blatt flacher und flacher wird. Ihre Mehrschichtigkeit bleibt am längsten in der Nähe der Blattmittelrippe erhalten; in den höheren Regionen des Blattes sind sie überall nur noch einschichtig. Ihr Lumen wird nunmehr kleiner und kleiner, bis sie kurz unter der Spitze ganz verschwinden, wobei auch hier wieder diejenigen Luftkammern, welche in der Nähe der Mittelrippe gelegen sind, am weitesten hinaufreichen.

Verfolgt man das Blatt von oben nach unten, so nimmt die Zahl der mit lockerem Gewebe erfüllten Kammern zu; in der oberen Hälfte des Blattes sind solche Kammern eine Seltenheit. Wie die räumliche Anordnung der Luftkammern im Sparganiumblatt beschaffen ist, mag Figur 5 zeigen, die einen kurzen Blattausschnitt darstellt. Ein großer Teil der linken und ein kleiner Teil der rechten Blatthälfte ist fortgeschnitten. Ebenso ist ein Teil der Ventraloberfläche entfernt worden, um einen Einblick in die Verteilung und Anordnung der Luftkammern zu gewähren. Längs- und Querwände der Kammern sind leicht zu unterscheiden. Bei d sieht man den Rückenkiel des Blattes. Zwischen d und v und zwischen v und w verlaufen die Schnittbilder der schon oben erwähnten mittleren Wandlamelle, die das Blatt in zwei Hälften teilt und deren Ebene die Symmetrie-Ebene des Blattes bildet. Sie ist die einzige Längslamelle, die von der Dorsal- bis zur Ventralseite annähernd gerade und unverknickt hindurchläuft. Alle anderen sind durch an sie stoßende Lamellen nach Zellwandart verknickt (mit Ausnahme derer, die den Blattflanken nahe liegen und, ohne daß sie von einer anderen Längslamelle berührt werden, dorsal-ventral verlaufen).

Die Luftkammern, die durch die Interzellularen des Assimilationsgewebes und die Spaltöffnungen mit der Außenluft in Verbindung stehen, gewährleisten nicht nur eine gute Durchlüftung des Blattes auch in seinen unter Wasser befindlichen Teilen, sondern versorgen sogar noch die Rhizome, die keine ausreichende Gelegenheit zur Luftzufuhr haben, mit der erforderlichen Luft.

Bau.

Die Wandungen der Luftkammern sind zweierlei Art; sie sind in ihrem Bau verschieden, je nachdem sie Längs- oder Querwände sind. Die Querwände, die horizontal oder in leichter Schiefstellung in den einzelnen Längsreihen in verschiedener Höhe auftreten, bezeichnet man als Diaphragmen. Ihr Aufbau aus Sternparenchym, das in mehr oder weniger typischer Ausbildung vorhanden sein kann, ermöglicht

einen leichten Durchtritt der Luft in der Blattlängsrichtung, setzt jedoch dadurch, daß die Zwischenräume eine bestimmte Größe nicht überschreiten, einem Eindringen von Wasser, das durch eine Verletzung einige Luftkammern angefüllt haben kann, in benachbarte, unversehrte Kammern genügenden Widerstand entgegen, eine Eigenschaft, auf die zuerst G o e b e l hinwies.

Die Zellen, aus denen die Diaphragmen bestehen, sind parenchymatischer Natur. Man findet unter ihnen Vertreter aller Übergänge von Parenchymzellen mit kleinen Interzellularräumen bis zu typischem Sternparenchym mit wohlausgebildeten Armen. Alle diese Zellen enthalten Chloroplasten, wenn auch manchmal nur wenige. Die Sternparenchymzellen sind in der Mehrzahl in der Querschnittebene fünfarmig. Die Interzellularräume haben eine gerundet dreieckige Gestalt, wenn sie, wie gewöhnlich, zwischen den Armen dreier Zellen liegen, doch kommen auch andere Formen nicht selten vor.

Die Diaphragmen sind entweder ein- oder zweizellschichtig und bestehen dann aus typischem Sternparenchym; oder sie sind dreischichtig. In diesem Falle liegt zwischen zwei Schichten des oben beschriebenen Sternparenchyms eine von kleinerem Sternparenchym, das infolge seiner engeren Interzellularräume eine Mittelstellung zwischen normalem und sternförmigem Parenchym einnimmt. Diese dreischichtigen Querwände sind oft von Leitbündelanastomosen durchzogen, die sie durchqueren oder nur am Rande bogenförmig durchlaufen. Verzweigungen der Anastomosen in den Diaphragmen sind häufig (Fig. 1a, bei 5). Chloroplasten, die nie sehr groß sind, kommen in beiden Arten von Diaphragmen vor, doch besteht insofern ein Unterschied, als die kleinzellige Mittelschicht der dreischichtigen Querwände erheblich mehr Plastiden führt als die typischen Sternzellen, die nur wenige aufweisen. Die Verteilung der zwei Arten von Diaphragmen, der mehrschichtigen und der einschichtigen, in einer Longitudinalreihe wird bestimmt durch ein einfaches Gesetz. Betrachten wir nämlich Fig. 6, die die Anordnung der Querwände im Längsschnitt darstellt, so finden wir eine überraschende Regelmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der verschieden starken Diaphragmen. Die Zahlen beziehen sich auf die äußerste linke Vertikalreihe. In den übrigen Reihen kann man durch Vergleich der Strichstärke ähnliche Verhältnisse herauslesen. Die mit 1 bezeichneten Kammerquerwände sind dreischichtig, wie oben beschrieben, die mit *2* bezeichneten weisen zwei Lagen Sternparenchym auf, ebenso die mit der Zahl 3 versehenen, doch können diese auch, wie es bei denen von Nummer 4 und bei den unbenannten stets der Fall ist, einschichtig sein. Es ist leicht festzustellen, daß zwischen zwei Diaphragmen von der Ordnung 1 eine Querwand Nummer *2*, zwei Querwände von der Nummer 3, vier von der Nummer 4 und, bei regelmäßiger Ausbildung, zuweilen alle acht von der nächsten, nicht mehr numerierten Ordnung liegen. Selten finden sich noch zarte Diaphragmen der nächsthöheren Ordnung. Die gleiche Regelmäßigkeit habe ich, wenn auch nicht so weitgehend, bei Typha festgestellt.

Figur 7 stellt ein einschichtiges Diaphragma, im Blattlängsschnitt gesehen, dar. Die Zellen zu beiden Seiten gehören den Luftkammerlängswänden an; die quergestreckten Zellen der linken Seite sind Assimilationsparenchym.

Die vertikalen Wände der Luftkammern bestehen aus relativ großen, polygonalen Parenchymzellen, deren größte Ausdehnung, die jedoch nur wenig von den Ausmaßen in den anderen Richtungen abweicht, in der Blattlängsrichtung liegt. Der Protoplast besteht aus einem dünnen plasmatischen Wandbelag und einem kleinen, linsenförmigen, wandständigen Kern. Plastiden ließen sich nicht finden. Die Längswände sind zwei bis drei, manchmal auch vier Zellschichten stark; nur in den Kanten liegen mehr Zellschichten beieinander, so daß die Lumina der Kammern abgerundete Kanten besitzen. An den Zellmembranen, die die Luftkammern begrenzen, hängen vielfach noch die Reste derjenigen Zellen, durch deren Zerreißung die Kammer entstand.

Die unzweifelhafte Aufgabe der Luftkammern, den Gasaustausch mit den unter Wasser befindlichen Pflanzenteilen zu erleichtern, ja, ihn überhaupt erst zu ermöglichen, erfordert eine Einrichtung, die der Luft gestattet, auch zu d e n Luftkammern zu gelangen, die im Innern des Blattes verlaufen und nicht direkt mit der Blattoberfläche in Berührung stehen. Dies wird dadurch ermöglicht, daß rundliche, besonders gestaltete Zellgruppen in der Mitte jeder zweiten oder dritten Längswandung ausgebildet worden sind (die Lage ist in Fig. 5 bei D angedeutet).

Man könnte diese Diffusionsflächen in ihrer Funktion vergleichen mit den siebartig durchlöcherten Metallplatten, die in die inneren Wände von Schulen und neueren Gebäuden eingelassen sind und eine Ventilation vom Zimmer ins Freie bezwecken, allerdings mit dem Unterschiede, daß die Diffusionsflächen im Blatt von Kammer zu Kammer gehen, während die Ventilationseinrichtungen der Gebäude noch einen besonderen Luftschacht besitzen. Die Diffusionsflächen der Kammerlängswände haben in einigen Punkten Ähnlichkeit mit den Diaphragmen. So führen z. B. die Zellen der mittleren Schichten Chloroplasten, auch sind diese Zellen kleiner als die der äußeren Zelllagen. Die Zahl der Zellschichten einer Diffusionsfläche ist abhängig von der Zellschichtenzahl der Längswand. Wie diese besteht sie meist aus drei Schichten, doch können es manchmal auch vier sein; weniger als drei Schichten habe ich nicht beobachtet, doch mögen auch solche Formen, wenn schon selten, vorkommen.

In Figur 8a habe ich versucht, eine Diffusionsfläche mit ihren drei Zellagen, von der Fläche gesehen, abzubilden. Man erkennt die Breite der Längswandung an dem Abstand der links und rechts angedeuteten Sklerenchymfaserbündel, die in den die Wand begrenzenden Kanten entlang laufen. Die bei hoher Einstellung sichtbare, oberste Zellschicht (———) enthält 5 dreiseitige Interzellularräume, die um eine Zelle herum gruppiert sind. Bei etwas tieferer Einstellung gelangt man zu den Umrissen der Zellen der zweiten Schicht (———).

Die Zellen sind kleiner und in der Querrichtung gestreckt. Diese Streckung ist jedoch nicht immer vorhanden. Man erkennt überdies eine viel größere Zahl von Interzellularen als in der oberen Schicht. Bei weiterer Senkung des Tubus erscheint die dritte und unterste Zellschicht (- - - - - -). Auch hier sind die Interzellularräume unverkennbar. Fig. 8b und 8c zeigen eine Diffusionsfläche im Längs- und Querschnitt. Aus der Abbildung 8c ist zu ersehen, daß eine Querstreckung der Zellen, wie sie in Figur 8a zufällig vorhanden ist, nicht immer vorzuliegen braucht.

Im ganzen genommen sind die Zellen der Diffusionsflächen kleiner als die der Umgebung. Zu bemerken wäre noch die Anwesenheit von Kristalldrusen, die es zwar auch sonst in den Längswänden, jedoch nur vereinzelt, gibt, während man bei den Diffusionsflächen mit einiger Gewißheit stets mehrere erwarten darf. Durch das Vorkommen von Kristalldrusen ähneln die Diffusionsflächen den Diaphragmen.

Raphiden, die auch den Diaphragmen fehlen, habe ich bei den Diffusionsflächen nicht konstatiert, obwohl die Längswände an anderen Stellen vereinzelte Raphidenbündel beherbergen.

Die Längskanten der Luftkammerreihen werden gestützt und durchzogen von kleinen Leitbündeln mit Faserbelägen oder von reinen Fasersträngen; diese Gebilde sollen in den Kapiteln „Leitbündel" und „Sklerenchymfasern" näher besprochen werden.

Entwicklung.

Die Entstehung der Luftkammern kann man in zwei zeitlich sich ablösende Phasen einteilen: in eine schizogene und in eine rhexigene. Zunächst weicht das Parenchym an der Stelle der späteren Lufträume, Interzellularen bildend, auseinander, indem es in ein lockeres Schwammgewebe übergeht; eine Zeit lang folgt es durch starke Streckung seiner Arme dem Auseinanderweichen der Kammerwände. Nun tritt die rhexigene Phase ein; die Arme folgen dem Wachstum des Blattes nicht mehr und werden zerrissen, so daß man schließlich nur noch ihre Trümmer auf dem Boden der Luftkammer und an ihren Wänden wahrnimmt.

Ich habe in Fig. 9 und 10—12 diese Entstehung im Blattquer- und Längsschnitt in einigen Stadien festzuhalten versucht. Betrachten wir zunächst die Querschnitte, so tritt uns in Fig. 9a ein homogenes Gewebe polygonaler Zellen entgegen, das im Schnitt zwischen 4 Leitbündeln liegt und daraus seine Bestimmung zur späteren Luftkammer kundgibt. Seine Teilungsfähigkeit in der Zeichenebene hat es so ziemlich verloren. Im nächsten Stadium (Fig. 9b) sind die ersten Interzellularräume zu erkennen. Diese erscheinen in der Mitte. In Fig. 9c sind schon weiter nach außen gelegene Zellen den mittleren in der Ausbildung von Interzellularen gefolgt. Die in der Mitte gelegenen Zellen zeigen durch die Form ihrer Interzellularen eine Verwandtschaft mit Schwammparenchym.

Bis hierher gehen die Bildungen der Luftkammern im Laubblatt und Niederblatt durchaus konform.

Verfolgen wir zuerst die einfachere Art der Fortentwicklung beim Niederblatt und Schuppenblatt, so lassen Fig. 9d und 9e eine progressive Vergrößerung des Luftraumes durch Zerreißen der Zellen wahrnehmen. Schon in mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Mikrotomschnitten durch junge Stadien sieht man, daß die Zellen, die den Raum der späteren Luftkammer einnehmen, gegenüber den anderen verblassen. Zwar sind Kerne noch gut nachzuweisen, doch erscheint das Plasma degeneriert. Die Unfähigkeit des Plasmas, Farbstoff zu speichern, nimmt mit jedem folgenden Stadium zu, und in Fig. 9e sind von einer Färbung nur blasse Spuren erkennbar. Die Zellen sind geschrumpft, ihre Wände weisen durch ihre schlaffe, wellige Struktur darauf hin, daß in den Zellen ein Turgor nicht mehr oder nur noch in sehr geringem Maße existiert. Fig. 9f endlich stellt eine fast fertige Luftkammer in einem Schuppenblatt dar; die Zellen im Inneren sind verschwunden und an den Wänden der Kammer befinden sich ihre Trümmer; unter diesen lassen einige noch die ursprüngliche Zellform vermuten, und wenn auch diese gänzlich zusammengeschrumpft sein werden, dann ist die Ausbildung der Luftkammer beendet.

Die Entwicklung der Laubblatt-Luftkammern ist im großen und ganzen die gleiche, doch schreitet sie von dem Stadium der Fig. 9c in der Weise fort, daß die Zellen in typisches Schwammparenchym übergehen. Dies geschieht durch Verlängerung der Arme, die einen sehr hohen Grad annimmt, der aber auch hier am Ende ein Ziel gesetzt ist. Die Zellen folgen dem raschen Auseinanderweichen der Kammerwände schließlich nicht mehr und zerreißen. Auch hier schrumpfen die Reste zusammen und bleiben als Trümmer irgendwo auf dem Boden und an den Wandungen der Luftkammern zurück, doch können, wie schon eingangs erwähnt, einige Kammern mit einem lockeren Gewebe lebenden Schwammparenchyms bis zum Absterben des Blattes angefüllt bleiben.

Im Längsschnitt (Fig. 10a), der etwa dem Querschnitt (Fig. 9a) entspricht, fallen die Zellgruppen, die die Kammern bilden, durch blassere Färbung des Zellinhaltes auf. Ich habe diesen Unterschied von den übrigen Zellen durch schwächere Ausführung der Zellmembranen gekennzeichnet, obwohl die Membranen selbst keinen großen Unterschied in der Dicke haben. Zellvermehrung in der Querrichtung kommt nicht mehr vor, und die vereinzelten Zellvermehrungen in der Längsrichtung sind die letzten, d. h. die Zellenzahl ist konstant geworden und ein Wachstum geht nur noch durch Zellstreckung vor sich. Wo Interzellularräume geschnitten sind, erscheinen sie als längs gestreckte Luftgänge. Die Zellen selbst zeigen in der Blattlängsrichtung eine nur geringe Ausdehnung. Wo später die Diaphragmen verlaufen werden, sieht man an den stark gezeichneten Zellquerreihen; Interzellularen sind darin an zwei Stellen geschnitten.

In Fig. 10b sind die Interzellularen größer geworden, das Luftkammerparenchym setzt sich schon besser in Farbe und Form von

dem umgebenden Gewebe ab. Dies geht noch weiter in Fig. 10c, wo die Zellen in einzelnen isolierten Reihen zu liegen scheinen. Doch sind in Wirklichkeit über oder unter der Zeichenebene Querverbindungen durch Arme vorhanden. Die Zellen der Diaphragmen nehmen sternparenchymatische Form an, was allerdings im Längsschnitt nicht so deutlich zum Ausdruck kommt. Fig. 10d stellt den Längsschnitt einer Luftkammer in einem Niederblatt dar; nur die Diaphragmen sind erhalten. Das dazwischen liegende Parenchym ist zerrissen und hängt in Fetzen an den Kammerwandungen, wie es schon im Querschnitt (Fig. 9, die analog dem Stadium der Fig. 10d ist) beschrieben wurde. Wie sich das Schwammparenchym in den Laubblattluftkammern weiter bildet, habe ich in den Fig. 11 und 12 zu veranschaulichen versucht. Beide Zeichnungen sind nach einem Längsschnitt, der durch zwei aufeinanderfolgende junge Laubblätter in Höhe von etwa 4 cm über dem Vegetationspunkt geht, angefertigt worden. Man sieht in Fig. 11 in der Umrahmung von Diaphragmen und Kammerlängswänden ein Schwammparenchym mit gut ausgebildeten Armen; eine Regelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen ist nicht mehr festzustellen, doch ist das bei dem Schnitt des Messers durch ein so lockeres Gewebe nicht anders zu erwarten. Links an der Grenze des Assimilationsparenchyms befindet sich eine Raphidenzelle. In Fig. 12 ist ein Ausschnitt aus einer Luftkammer dargestellt: eine dreischichtige Querwand, aus Sternparenchym bestehend, und daran anstoßend Zellen, die eine extreme Form des Schwammparenchyms verkörpern. Mit teilweise erstaunlich langen Armen halten sie ihre gegenseitige Verbindung und die mit den Diaphragmen aufrecht und erstrecken sich so in ihrer Gesamtheit durch die ganze Luftkammer. Auch hier ist eine Ordnung in Längsreihen, wie sie nach den ersten Abbildungen zu erwarten wäre, nicht mehr herauszulesen, sei es, weil sie im lebenden Zustand schon nicht mehr vorhanden war, oder weil das Messer diese Verwirrung anrichtete.

Dieses Füllgewebe zeigt schon in Stadien, die der Fig. 11 entsprechen, viel weniger Verbindungen mit den Kammerlängswänden, als man eigentlich erwarten sollte. In den der Fig. 12 analogen Stadien konnte ich überhaupt niemals Zellen des Füllgewebes finden, die mit Zellen der Kammerlängswände in Berührung standen. Wenn auch zugegeben werden muß, daß solche Verbindungen durch das Schneiden zerrissen sein können, so ist doch anzunehmen, daß, wenn überhaupt noch Verbindungen bestanden, es nur sehr wenige gewesen sein können. Der gute Zusammenhalt zwischen Diaphragmen und Füllgewebe spricht eher gegen eine Wahrscheinlichkeit des Abreißens der Arme von den Längswänden. Eine Stütze für die Annahme, daß keine festen Verbindungen zwischen den Zellen des Kammerfüllgewebes und denen der Kammerlängswände bestehen, liegt auch in der Tatsache, daß keine Querschnitte dieser Kammern mit dem Füllgewebe erhalten werden konnten. Wohl bekam ich gute Querschnitte der Kammerwände, aber das lockere Parenchym des Füllgewebes fehlte entweder gänzlich oder war in wirrem Knäuel an

irgendeiner Wand zusammengeschoben und zusammengeballt. Die Zellen des Füllgewebes bestehen aus einer bauchigen Anschwellung (Fig. 12 bei a), von der aus selten zwei, meist 3—5 lange Arme von ziemlich gleichmäßigem Durchmesser ausgehen. Wo diese Arme mit anderen oder mit Zellen der Diaphragmen zusammenstoßen, sind sie keulig erweitert. An den mittleren bauchigen Anschwellungen, die den Zellkörpern der Jugendstadien entsprechen, findet man häufig kurze, stummelförmige Hervorragungen (Fig. 12 s); das sind Arme, die schon früh abgerissen und auf diesem Stadium der Längsstreckung stehen geblieben sind. Da man von dem Augenblick an, wo die Umwandlung in ein interzellularenreiches Parenchym aus dem Meristem begonnen hat, wo also, mit anderen Worten, die Zellen beginnen, sich in Schwammparenchym umzuwandeln, keine Zellteilungen mehr auftreten, so kann man in den fertigen Stadien in den langen Verbindungsschläuchen zwischen zwei „Zellenbäuchen" nur eine einzige Querwand erwarten, nämlich eine solche, die schon in meristematischem Zustand entstanden ist. In Fig. 12 ist demnach das zwischen den mit den Buchstaben b, b bezeichneten Querwänden liegende „Schlauchstück" als einzelne, schon vom Meristem abgeteilte Zelle anzusehen, die nur mit den beiden darüber und darunter liegenden Zellen Verbindungen aufrecht erhalten, sich hingegen von allen übrigen benachbart gelegenen Zellen losgelöst hat. Es ist schließlich noch zu erwähnen, daß in den Figuren 11 und 12 nicht nur, wie sonst, eine Ebene gezeichnet ist, sondern daß das abgebildete Objekt eine gewisse Tiefenausdehnung hatte. Zeichentechnisch sind die tieferliegenden Zellen durch dünnere Ausführung der Wände gekennzeichnet. Dadurch hoffe ich einen besseren räumlichen Ausdruck erreicht zu haben.

Über die Entwicklungsstufe der Fig. 12 hinaus verlängern sich die Arme unter der Zugwirkung der auseinanderstrebenden Diaphragmen noch ein wenig mehr und zerreißen dann in den meisten Fällen, wie es schon bei der Betrachtung der Querschnitte geschildert wurde.

2. Leitbündel.

Die in der Literatur von mir gefundenen Angaben über die Leitbündel im Blatte von *Sparganium* gehen über kurze, beiläufige Bemerkungen nicht hinaus. Nur in einer Dissertation von A. B. Frank (1867) findet sich ein kurzer Abschnitt, auf den ich im Laufe dieses Kapitels noch näher eingehen werde.

Verteilung.

Die Verteilung der Leitbündel ist aus den Fig. 13—16 zu ersehen. Aus welchen Gegenden im Blattquerschnitt diese Figuren etwa stammen, ist aus Fig. 1a ersichtlich. Die größten Leitbündel sind an den Stellen zu finden, wo Luftkammerlängswände auf die Blattaußenfläche treffen. Kleineren Leitbündeln begegnet man in der Mitte zwischen den großen, direkt über den Luftkammern; ferner flankieren

je zwei kleine ein großes Leitbündel, und schließlich befinden sich noch kleine Bündel in einigen der Kanten im Blattinnern, wo Luftkammerlängswände aneinander stoßen. In besonders starker Anhäufung sieht man Leitbündel im Rückenkiel (Fig. 15). Noch zu erwähnen sind die Queranastomosen, die in Höhe der Diaphragmen mehrere benachbarte Leitbündel miteinander verbinden. Diese Anastomosen laufen durch die Diaphragmen selbst (Fig. 1a, bei 5), oder durch das Speicherparenchym, das unter dem Assimilationsgewebe liegt (Fig. 1a bei 6).

Bau.

Die Leitbündel sind kollateral und im großen und ganzen so, wie bei vielen anderen Monokotyledonen (z. B. bei *Musa)* beschrieben wird. Die meisten Bündel kehren ihre Siebteile der Dorsalseite des Blattes zu. Aber es gibt auch Ausnahmen. So erscheinen z. B. sämtliche kleinen Leitbündel, die auf der Ventralseite über der Mitte der Luftkammern liegen, um 180 Grad gedreht, so daß ihr Siebteil nach der Ventralseite gerichtet ist (Fig. 14). Die gleiche Orientierung ist in Fig. 1a an dem mit 7 bezeichneten Leitbündel in der Nähe des Rückenkieles zu beobachten. Endlich bemerkt man an fast allen im Blattinnern in den Längskanten der Luftkammern gelegenen Leitbündeln eine Verdrehung in dem Sinne, daß die Gefäßteile der Blattmediane zugekehrt sind (Fig. 1a).

In der Fig. 17, die einen Teil eines Blattquerschnittes darstellt, sind zwei Leitbündel abgebildet, ein großes in der Luftkammerlängswand und ein kleines zwischen dem großen und dem ventralen Faserbündel. Beide sind kollateral und oben und unten von einer ausnahmsweise sehr spärlichen Sklerenchymfaserscheide geschützt. Im allgemeinen besitzen nämlich, wie die Fig. 13—16 zeigen, die Leitbündel eine nur an den Berührungsstellen des Hadroms und Leptoms unterbrochene starke Sklerenchymfaserscheide. Der Gefäßteil des großen Bündels in der Fig. 17 enthält fünf kleine Gefäße mit Ringverdickungen und ein sehr weitlumiges mit ebenfalls ringförmigen Wandauflagerungen. Auch Verdickungen mit quergestreckten Hoftüpfeln kommen vor. Diese Auflagerungen befinden sich aber nur auf der vom Siebteil abgekehrten Seite und laufen etwa zur Hälfte um das Gefäß herum. Fig. 19 zeigt Ausschnitte aus solchen Gefäßen, die wohl besser als jede Beschreibung den Aufbau erläutern. Das Gefäß ist umgeben von kleinen dünnwandigen Zellen; nur nach der Ventralseite zu stößt es auf einen Interzellulargang. Vielleicht sind gerade deshalb auf dieser Seite die Verdickungen aufgetragen worden, um dem Gefäß da, wo jede Stütze an anderen Zellen fehlt, die nötige Festigkeit zu verleihen. Der Interzellulargang ist auf seinen übrigen Seiten von ganz lockerem, großzelligem, sehr dünnwandigem Parenchym umgeben. Über das große Gefäß sagt der eingangs dieses Abschnittes erwähnte A. B. Frank (1867, S. 29): „... in den größeren Gefäßbündeln ist die Erweiterung des Leitergefäßes durch das Wachstum des umgebenden Gefäßes so weit getrieben worden, daß die ver-

hältnismäßig dünne Gefäßwand bis zum Undeutlichwerden sich gedehnt hat, so daß man nur bisweilen und stellenweise noch eine undeutliche Zeichnung desselben, oft aber gar keine Spur von einer Membran mehr wahrnimmt. Dann ist das Gefäß zu einem in Bezug auf seine Wandzellen mit denen der *Cyperaceen* übereinstimmenden Interzellularenkanale geworden". Von einem „Interzellularenkanale" kann aber hier keine Rede sein. Auch in den ausgewachsenen Blättern fand ich stets, daß das große Gefäß in seinem ganzen Umfang erhalten war; selbst in mazeriertem Material waren oft noch solche in ihrem Umfang unverletzte Gefäße vorhanden; solange aber eine Zelle noch intakte Wände besitzt, kann man nicht von einem „Interzellularenkanale" sprechen. Die Wände sind übrigens tatsächlich zuweilen so dünn, daß man sie selbst heute mit guter Optik nur schwer feststellen kann, und daß man es wohl verstehen kann, wenn F r a n k im Jahre 1867 „oft gar keine Spur von einer Membran mehr" wahrnimmt.

Der Siebteil der Leitbündel besteht in seinem dorsalen Teil aus älteren Siebröhren, die jüngeren liegen dem Gefäßteil zugekehrt (Fig. 17). Geleitzellen sind durch Andeutung des Inhaltes hervorgehoben; sie entstehen fast stets auf der dem Hadrom zugekehrten Seite der Siebröhre. Die kleinen Leitbündel sind von ganz ähnlichem Bau; dem Hadrom fehlt meistens der Interzellulargang. Eine auffallende Umgestaltung hat das größte Leitbündel im Rückenkiel erlitten; es ist, wie Fig. 15 zeigt, gewissermaßen in zwei Teile gespalten. Der größere Teil des Hadroms hat sich von dem Rest und dem Siebteil getrennt und liegt inmitten des Speichergewebes; er ist von einer Faserscheide fast völlig eingeschlossen. Der Siebteil liegt in einer starken Rinne aus Sklerenchymfasern, während die beim Siebteil verbliebenen Gefäße nur eine relativ schwache Faserscheide aufweisen. Einen Längsschnitt durch eine der Fig. 17 entsprechende Blattgegend zeigt Fig. 18. Geht man von links nach rechts durch den Schnitt hindurch, so begegnet man der Reihe nach den folgenden Elementen: Epidermis der Blattoberseite EO, Sklerenchymfaserbündel der Blattoberseite SkO, Gefäßteil gt und Siebteil st des kleinen Bündels, Gefäßteil GT und Siebteil ST des großen Bündels, Faserscheide des Siebteils SkS, Speicherparenchym des Blattes, Sklerenchymfaserbündel der Blattunterseite SkU, Epidermis der Blattunterseite EU.

In Fig. 20 ist ein Blattlängsschnitt abgebildet, in dem eine Anastomose quer getroffen ist. Eine einzige Tracheide ist auf der ventralen Seite vorhanden; rechts davon erkennt man den Siebteil. Die Anastomose verläuft im Speicherparenchym, dessen große Zellen sie umgeben. Um die Länge der Tracheiden im ausgewachsenen Blatt festzustellen, maß ich 40 Stück aus mazeriertem Material. Die Methode der Mazeration ist auf Seite 8 angegeben. Von den 40 Exemplaren war das kürzeste 315 μ lang und hatte etwa 60 μ größten Durchmesser. Das größte Exemplar war 3000 μ lang und hatte einen größten Durchmesser von etwas über 200 μ. Der errechnete Durch-

schnitt betrug 1550 μ Länge und etwa 185 μ größten Durchmesser, und in der Tat liegen in der Nähe dieser Zahl die meisten Werte. 40 Messungen geben bei einer so großen Differenz zwischen der Länge der größten und der kleinsten Tracheide allerdings keinen allzu genauen Wert.

Entwicklung.

Die Entwicklung des Leitbündels im Querschnitt ist in einigen Stadien in den Fig. 21—23 dargestellt. In Fig. 21 ist im Meristem bereits eine Differenzierung zum Prokambiumstrang eingetreten. Schon sehr frühzeitig ist das große Gefäß erkennbar (Fig. 21, 22, G). Im nächsten Stadium (Fig. 23) hat es sich enorm vergrößert; auch der Interzellularraum ist auf der Ventralseite schon vorhanden. Im Siebteil sind die Geleitzellen sichtbar, aber nur erst im dorsalen Teil; zwei Gerbstoffzellen (g) liegen an der Grenze des Siebteils. Die Zellen haben noch keine Wandauflagerungen gebildet. Ihre Zahl im älteren Sieb- und Gefäßteil ist schon ziemlich konstant. Vermehrung der Zellen geschieht nur noch im jüngeren Siebteil (hauptsächlich durch Abschneidung von Geleitzellen) und vielleicht hier und da im jüngeren Gefäßteil.

Die Entwicklung im Längsschnitt ist in den Fig. 24—26 gezeigt. In Fig. 24 sieht man ein junges Blatt, das erst wenig größer ist als der mit VK bezeichnete Vegetationskegel. Im Blattinnern sind die das Leitbündel bildenden Zellen längs gestreckt. In der Fig. 25 ist die Differenzierung weiter fortgeschritten. Man kann erkennen, aus welchen Längsreihen der Gefäßteil (GT) und aus welchen der Siebteil (ST) hervorgehen wird. Noch besser ist dies in der Fig. 26 zu sehen. Ein Gefäß zeigt Verdickungsringe, und im Siebteil haben etliche Siebröhren auf ihrer ventral gelegenen Seite Geleitzellen abgeschnitten, die in der Zeichnung durch Andeutung des Inhalts hervorgehoben sind.

3. Sklerenchymfasern.

Die früheste Erwähnung der Faserbündel von *Sparganium* fand ich bei Schwendener (1874, S. 78—81), der jedoch nur die Verteilung der Bündel vom Gesichtspunkt der mechanischen Festigung aus betrachtet. Vier Übersichtsbilder sind dem Text beigegeben. Bei de Bary (1877 S. 434) steht die kurze Bemerkung: „Dicke, oft tief einspringende hypoderme Sklerenchymleisten durchziehen die Lamina bei ... *Typha, Sparganium* ...“. Mit wenigen Worten gehen schließlich Engler (1900 S. 4) und Kirchner, Loew und Schröter (1908 S. 381) in ihren Monographien über *Sparganium* auf die Sklerenchymfasern im Blatte ein.

Verteilung.

Die Verteilung der Faserbündel im Blattquerschnitt ist aus den Figuren 13—16 ersichtlich. In der Fig. 1a, die allerdings den Querschnitt durch eine etwas tiefere Blattzone bedeutet, habe ich, wie

schon früher erwähnt (S. 20), durch Umrahmung der betreffenden Stellen die Gegenden des Querschnittes hervorgehoben, die den einzelnen Übersichtsbildern der Fig. 13—16 entsprechen. Die Sklerenchymfasern im Blatt von *Sparganium ramosum* kommen nur zu mehreren im Bündel angeordnet vor. Findet man auf dem Querschnitt eine einzelne Faser isoliert vor, so kann man doch gewiß sein, daß sie nach unten oder oben an mehrere andere grenzt, denn es kann der Fall eintreten, daß ein Bündel von Fasern zuweilen, besonders an seinem oberen Ende, im Querschnitt nur eine Zelle aufweist.

Die Sklerenchymstränge lassen sich in drei Gruppen einteilen: 1. isolierte Faserbündel, 2. Faserbündel, die Cambiformzellen geleiten, 3. Faserbündel, die Gefäßbündel begleiten. Die isolierten Faserstränge sind vorhanden unter der Epidermis und am inneren Rande des Assimilationsparenchyms der Blattober- und Unterseite (in Fig. 13—16 mit 1 bezeichnet). Ein besonders dicker Strang verläuft längs der Blattkante. Außerdem befinden sich kleinere isolierte Faserbündel in einigen Luftkammerlängskanten (Fig. 13, 14, 2). Sehr viel seltener sind die Vertreter der zweiten Gruppe, die Bastfasern, die in ihrer Mitte oder an einer Seite Cambiformzellen führen. In Fig. 15 ist bei 3 ein solches Bündel eingetragen. Ähnliche Stränge verlaufen in manchen Luftkammerlängskanten. An der Peripherie der Leitbündel finden sich stets die der dritten Gruppe zugehörenden Faserstränge. Diese umgeben als zwei feste Rinnen den größten Teil des Hadroms und Leptoms. In besonders mächtiger Ausbildung treten sie an den Leitbündeln des Rückenkiels (Fig. 15) auf. Aber auch die Gefäßbündel der Ventral- und besonders der Dorsalseite haben starke Faserscheiden (Fig. 14, 13), die jedoch stets in der Gegend, wo Gefäß- und Siebteil aneinanderstoßen, unterbrochen sind. Diese Unterbrechung der Faserscheiden ist eine bei den Monocotylen vielfach beobachtete Erscheinung, auf die schon de Bary (1877 S. 438) hinweist.

Bau.

Faserstränge im Querschnitt sind in Fig. 17 abgebildet. Man sieht hier isolierte subepidermale Faserbündel, von denen das untere rechte allerdings nicht scharf gegen die Faserscheide des kleinen ventralen Leitbündels abgegrenzt ist. In diesem Querschnitt haben die beiden Gefäßbündel nur wenig Fasern aufzuweisen. Im Blattlängsschnitt senkrecht zur Blattfläche (Fig. 18) sind an vier Stellen Sklerenchymfasern getroffen worden. Auf diesen Längsschnitt bin ich schon bei Besprechung der Leitbündel näher eingegangen. Ihrer Verteilung und Funktion nach werden die Faserbündel von Schwendener (1874 S. 79) zum dritten Typus, dem des Systems der subepidermalen Träger gestellt. Es sind (in den dünneren Blatteilen) I-förmige Träger mit Parenchymfüllungen, die die ventrale und dorsale Blattseite miteinander verbinden. Die einzelne Faserzelle ist im Querschnitt drei- bis vieleckig. Durch ihr Spitzenwachstum, durch das sie ihre Enden zwischen höher und tiefer gelegene Zellen einkeilt, kommt

die verschiedene Zahl der Ecken zustande. Die Form einer Sklerenchymfaserzelle in der Längsansicht zeigt Fig. 32, 7. Sie ist nach mazeriertem Material gezeichnet. Der Kern liegt stets, auch bei ausgewachsenen Zellen im mittleren Drittel. Er ist von langer spindeliger Form und auch in alten Stadien fast stets nachweisbar. Mehrkernigkeit der Fasern, wie sie von Treub (1880) bei einigen Dicotylen nachgewiesen worden ist, habe ich nicht gefunden. Im Jugendzustande führen die Sklerenchymfasern Leukoplasten. Sie werden, wie auch der Kern, gelb, wenn man Längsschnitte mit konzentrierter Salpetersäure behandelt, dann mit Wasser auswäscht und anschließend in Ammoniaklösung bringt.

An mazerierten Fasern aus ausgewachsenen Blättern maß ich die Länge. Von 40 Sklerenchymfaserzellen war die kürzeste 415 μ, die längste 1735 μ lang. Der aus den 40 Maßen errechnete Durchschnitt ergab 922 μ. Diese Zahl ist jedoch mit Vorsicht aufzunehmen, da bei den stark variierenden Längen 40 Messungen keinen allzu brauchbaren Durchschnittswert liefern können. Immerhin ergab die Auswertung der übrigen Zahlen, daß die errechnete Durchschnittszahl von 922 μ nicht weit von dem wirklichen Durchschnitt entfernt sein kann, da zwischen den Grenzen von 800—1000 μ verhältnismäßig die meisten Werte, nämlich 15 liegen. Die Dicke der Wände ist aus der Fig. 17 zu ersehen. Tüpfel sind in den Querschnitten hin und wieder aufzufinden. Besser sieht man sie an dem mazerierten Material. Sie sind schiefspaltenförmig und stehen in sehr steilen Linksschrauben.

Entwicklung.

Die Sklerenchymfaserbündel entstehen aus Procambiumsträngen. Die die Scheide der Gefäßbündel bildenden Faserstränge sind mit dem Hadrom und Leptom gleichen Ursprungs; dagegen bilden sich die isolierten Faserbündel aus gesonderten Procambiumsträngen. Die letzteren Procambiumstränge entstehen zumeist aus je einer Zellreihe des Urmeristems. Verfolgt man die Entwicklung im Querschnitt, so findet man, daß zunächst eine Zelle sich mit einer zumeist der Blattfläche parallelen Wand teilt (Fig. 28). Nur eine der beiden Tochterzellen, und auch diese nicht immer vollständig, wird gewöhnlich zum Faserbündel. In der Regel teilt sich nur eine Tochterzelle durch eine zur vorhergehenden senkrechte Wand (Fig. 29). Die andere Zelle schlägt sich zum umgebenden Parenchym. Durch erneute Teilungen entstehen in den den Procambiumstrang bildenden Abkömmlingen der einen Tochterzelle vier Zellen. Fig. 30 zeigt ein solches Stadium. Während in Fig. 28 vermutlich die untere Tochterzelle parenchymatisch bleiben wird, ist es in Fig. 30 die obere. In Fig. 31 haben wir ein Beispiel dafür, daß nur ¼ der Mutterzelle zum Faserbündel wird. Hier bleibt auch noch die Hälfte der betreffenden Tochterzelle parenchymatisch. Für die letzten beiden Abbildungen ist die zeitliche Entstehungsfolge der Wände in zwei Nebenfiguren gezeichnet. Die den Figuren 30 und 31 zugrunde liegenden Faser-

zellen zeichneten sich schon durch leichte kollenchymatische Verdickungen aus, die der eigentlichen Wandauflagerung bei den Sklerenchymfasern — wie bereits Haberlandt (1879 S. 50—53) als eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung feststellt — vorausgehen. Die einzelnen Zellen strecken sich erheblich durch gleitendes Wachstum, während die Wandauflagerung noch nicht beendet ist. Ob später noch gleitendes Wachstum vor sich geht, ließ sich nicht entscheiden. Nur durch dieses gleitende Wachstum besonders der Spitzen der Fasern läßt sich die Beobachtung erklären, daß in späteren Stadien im Querschnitt der Faserbündel mehr Zellen gezählt werden, als in jüngeren, obwohl inzwischen keine Teilungen mehr aufgetreten sind. Auch die große Länge der fertigen Fasern und die Form ihrer Enden sind Hinweise auf das „gleitende Wachstum", das übrigens von Krabbe (1886) an anderen Objekten näher untersucht und gedeutet worden ist.

Die Entwicklung der Faserzellen im Längsschnitt läßt sich im Gewebeverband nur für die jüngsten Stadien einigermaßen mit Erfolg studieren. Die Fig. 32, 1—3 sind Bilder von Faserzellen aus Mikrotomschnitten. Die Zellen haben einen normalen Plasmakörper, wie die umgebenden Zellen auch; der Kern liegt meist in der Zellmitte und hat die Form einer kurzen Spindel. Querteilungen, die im angrenzenden Parenchym häufig sind, treten vom Stadium 1 an nicht mehr auf. Fig. 32, 3 zeigt eine junge Faser, die nach links an Parenchym grenzt; man sieht die fünf Zellwände, die zu den Parenchymzellen gehören. Ins Auge fallend ist schließlich noch bei diesen ersten drei Stadien die zunehmende Schiefstellung der Faserquerwände. Die Fig. 32, 4—7 sind Abbildungen von mazerierten Sklerenchymfasern. Der Kern ist deutlich zu erkennen; er ist spindelförmig in der Längsrichtung der Zelle gestreckt. In den drei Stadien 4—6 sind Leukoplasten durch Salpetersäure und Ammoniak in der auf Seite 25 beschriebenen Art nachweisbar.

4. Spaltöffnungen.

Verteilung.

Sowohl auf der Oberseite wie auch auf der Unterseite des Blattes liegen Spaltöffnungen, und zwar in beträchtlicher Zahl. Sie sind in regelloser Anordnung über den Luftkammern zu finden (Fig. 33), dagegen fehlen sie naturgemäß über den Leitbündeln, wo an die Epidermis direkt die Faserbündel anstoßen. Schon Haberlandt (1924 S. 439) wies darauf hin, daß die Anlage der Spaltöffnungen auf beiden Seiten des Blattes in vorzüglicher Weise den Gasaustausch dadurch fördert, daß ein „Durchzug" quer durch das Blatt erreicht wird. Ich zählte 312 Spaltöffnungen pro mm² auf der Oberseite und 308 auf der Unterseite. Diese große Zahl ist nicht erstaunlich, wenn man bedenkt, daß *Sparganium* nur an feuchten Standorten vorkommt und infolgedessen auch an heißen Tagen keinem Wassermangel infolge starker Ausdünstung ausgesetzt ist. Nicht in allen

Zonen des Blattes findet man gleich viel Spaltöffnungen. Untersucht man ein ausgewachsenes Blatt, so findet man etwa in den oberen ⅔ die Spaltöffnungen in gleicher Häufigkeit über die ganze Fläche verteilt, dagegen vermindert sich nach unten hin die Zahl ungefähr in der Zone, wo das Blatt aus dem Schutze des nächstälteren heraustritt. Noch weiter unten, wo das Blatt fest in der Scheide des nächstälteren Blattes steckt, sind Spaltöffnungen eine Seltenheit, so daß man lange suchen muß, bis man eine Spaltöffnung findet. Da die untere Zone des ausgewachsenen Blattes niemals mehr frei wird, so ist Assimilation nicht möglich und infolgedessen ein Spaltöffnungsapparat überflüssig. Bei *Typha latifolia* werden wir ähnliche Verhältnisse finden. Auch in den Nebenknospen und Ausläuferknospen gibt es Spaltöffnungen. Präpariert man von solchen die Blätter ab, so findet man alle Übergangsstadien vom Schuppenblatt bis zum Laubblatt. An diesen Blättern treten um so mehr Spaltöffnungen auf, jemehr sie Laubblattcharakter annehmen.

Bau.

Die Spaltöffnungen sind so gelagert, daß ihre Längsachse ungefähr parallel der Längsachse des Blattes verläuft, eine Tatsache, die aus der Entwicklung erklärt werden wird. Schneidet man also das Blatt quer, so erhält man auch den Spaltöffnungsapparat im Querschnitt, also Bilder, wie sie Fig. 34 bietet. Die Höhe der Schließzellen beträgt ungefähr ⅔ der Höhe der gewöhnlichen Epidermiszellen. Die dem Spalt zugewandte Vorderseite der Schließzellen zeigt oben und unten starke Membranverdickungen in Form von Leisten, die in scharfe Schneiden auslaufen, welche sich bei Schließung nähern, bei Öffnung voneinander entfernen. Auf der dem Spalt abgewandten Rückseite sind die Schließzellen mit einer unverdickten Membran versehen und mit den beiden Nebenzellen verbunden, die im Querschnitt eine zwei- bis dreifach größere Fläche einnehmen als die Schließzellen und die sogar eine etwas größere Höhe aufweisen, als die übrigen Epidermiszellen. Durch die Nebenzellen sind die Schließzellen um ein geringes über das Niveau der Epidermis hinausgehoben. Die Membran der Nebenzellen ist unverdickt. Sie ist auf der dem Blattinneren zugerichteten Seite ein Stück frei und bildet, zusammen mit den Schließzellen, die obere Begrenzung der Atemhöhle. Die Atemhöhle ist ein Interzellularraum, der an den Seiten und unten von Palisadenzellen begrenzt wird, mit Ausnahme der Stellen, wo er mit anderen Interzellularräumen in Verbindung steht. Durch diese Interzellularen existiert eine Kommunikation der Luftkammern mit der Atemhöhle und dadurch mit der Außenluft. Durch Färbung mit Sudanglyzerin ließ sich leicht nachweisen, wieweit die Spaltöffnungen cutinisiert sind. Die Cuticula verläuft durch den Spalt hindurch bis zu den Stellen, wo Nebenzellen und Palisadenparenchym aneinanderstoßen. Die Neben- und Schließstellen besitzen demnach die Fähigkeit, ihre Membran überall da zu cutinisieren, wo sie nicht eine andere Zelle berührt. Fig. 35 zeigt eine fertige Spaltöffnung im Längsschnitt durch

den Spalt. Von der Fläche gesehen (Fig. 33) erscheinen die Schließzellen als zwei Zellen von bohnenförmigem Umriß, indem sie zwischen sich einen schmalen Spalt, den Eingang zur Atemhöhle, freilassen. An ihren Längsseiten liegen die beiden Nebenzellen, die auch hier größer erscheinen und von denen in seltenen Fällen die eine nicht ausgebildet zu sein braucht. Unter diesen Umständen übernehmen zwei gewöhnliche Epidermiszellen die Funktion der ausgefallenen Nebenzelle (Fig. 33 unten). Fig. 36 stellt eine Spaltöffnung von der Fläche gesehen, bei stärkerer Vergrößerung dar. Die stark gezogenen Linien (———) sind die Begrenzungen der Epidermiszellen, die dünnen (———) die der obersten Palisadenzellen. Die punktierte Linie (.....) gibt die zweite Palisadenschicht an. Man sieht die Grenzen der Atemhöhle. Im Gegensatz zu den übrigen Epidermiszellen, die plastidenfrei sind, enthalten die Schließzellen viele Chloroplasten, die Stärkeeinschlüsse haben.

Entwicklung.

Betrachtet man ein sehr junges Blatt von der Fläche, so ist es nicht möglich, zu erkennen, welche der Zellen, die alle noch gleich aussehen, als Spaltöffungsmutterzellen anzusehen sind. Erst in einem gewissen Alter differenzieren sich diese. Man sieht dann Zellen, die kleiner sind als die gewöhnlichen Epidermiszellen und die bei ungefähr quadratischer Form mit konvexen Wänden gegen die benachbarten abgegrenzt sind (Fig. 38, 1). Letzteres läßt auf einen höheren Turgor in diesen Spaltöffnungsmutterzellen schließen. In den folgenden Stadien sieht man nur noch selten Teilungen in den umliegenden Epidermiszellen. Dagegen teilen sich die rechte und linke Nachbarzelle durch eine bogige Wand, die im gleichen Sinne wie die Wände der Mutterzelle gekrümmt, also gegen die Nachbarzellen konvex gebogen ist. Diese Wände der Nachbarzellen verlaufen fast stets von einer Querwand zu einer Längswand und liegen deshalb schief zu der Längsachse des Blattes (Fig. 38, 2, 3, 4). Beide, die linke und die rechte Wand müssen ungefähr gleichzeitig entstehen, denn man findet sehr selten nur erst eine Schrägwand ausgebildet (Fig. 38, 2). Die beiden von den vier neu gebildeten Zellen, die der Mutterzelle benachbart sind, werden zu Nebenzellen. Wenn die Nebenzellen abgetrennt sind, beginnt auch die Spaltöffnungsmutterzelle, die inzwischen noch langsam wächst, sich längs zu teilen; sie bildet also eine Wand parallel der Blatthauptachse aus (Fig. 38, 5—7). Diese Richtung der Teilungswand bestimmt die Orientierung der Spaltöffnung. Aus den so entstandenen Tochterzellen entwickeln sich die Schließzellen.

Alle diese Teilungen gehen vor sich, während sich das junge Blatt streckt; die Nebenzellen nehmen eine etwas mehr symmetrische Lage zu der Spaltöffnungsmutterzelle bzw. zu den Schließzellen ein. Nunmehr weichen die neu gebildeten Membranen zwischen den Schließzellen von der Mitte ausgehend allmählich auseinander und bilden den

Spalt (Fig. 38, 8); sie bleiben jedoch an den beiden Enden miteinander verwachsen. Bis jetzt sind die Membranen unverdickt. Sie nehmen aber schon die Form der fertigen Zellen an, und dann beginnt die partielle Auflagerung der Wandsubstanz und die Ausscheidung der Cuticula. Diese Vorgänge lassen sich jedoch am besten an Querschnitten studieren. Die frühesten Stadien, die in Querschnitten erkennbar sind, sind solche, bei denen sich die beiden Nebenzellen abgetrennt haben (Fig. 37). Man sieht, daß schon hier Andeutungen der Atemhöhle in Form von kleinen Interzellularen an den Ecken der Spaltöffnungsmutterzellen und der darunter liegenden Parenchymzellen vorhanden sind. Das Entwicklungsstadium der Fig. 37 würde der Flächenansicht der Fig. 38, 3 entsprechen.

5. Kristallzellen.

In den Blättern von *Sparganium ramosum* treten zwei Arten von Kristallzellen auf, die beide aus Calciumoxalat bestehen: Kristalle, die in Drusen vereinigt sind, und Raphiden.

Kristalldrusenzellen.

Die Kristalldrusen führenden Zellen des Blattes findet man in den Diaphragmen, in den Luftkammerlängswandungen und im Speichergewebe, dem großzelligen chlorophyllfreien Parenchym, das unter dem Assimilationsparenchym gelegen ist. In Fig. 39, 1 ist eine Kristallzelle eines Diaphragmas dargestellt. Nach allen Seiten steht die Zelle in Verbindung mit Armen des Sternparenchyms. In den Längslamellen sind die Drusen seltener; nur an jenen Stellen, die ich schon bei Besprechung der Luftkammern erwähnte und als Diffusionsflächen bezeichnete, findet man mehrere Drusenzellen beieinander (Fig. 8). Nicht selten sind Kristalldrusen im Speichergewebe. Stets befinden sich hier die Kristallzellen am Rande des Palisadengewebes, meist vereinzelt (Fig. 39, 2), zuweilen jedoch zu zweien oder gar dreien in der Blätterlängsrichtung hintereinander (Fig. 39, 3). Fig. 39, 4 zeigt eine Drusenzelle im Blattquerschnitt.

Die Drusen liegen in isodiametrischen, chlorophyllfreien und anscheinend auch Leukoplasten nicht führenden Zellen. Jede der Zellen führt nur eine Druse, die das Lumen zum größten Teil ausfüllt. Die Form der Drusen ist sehr verschieden. In den meisten Fällen sind es unregelmäßig gestaltete, zackige und auf der Oberfläche zerklüftet erscheinende Gebilde (Fig. 39, 1, 3, 4). Eine besondere Form haben die Drusen von der in Fig. 39, 2 abgebildeten Gestalt, die besonders in dem Speichergewebe zu finden sind und bei sonst ebenfalls ungleichmäßiger Oberfläche in der Mitte eine Einschnürung aufweisen. Die Figuren 39, 2 und 39, 3 sind nach Schnitten gezeichnet, die senkrecht zur Blattfläche in der Blattlängsrichtung geführt wurden. Von links ragen in die Figuren in der Querrichtung leicht gestreckte, in natura mit viel Chloroplasten versehene Palisaden hinein. Von rechts, oben und unten tritt an die Drusenzellen Speicherparenchym heran, nach rechts zu hat man sich also das Blattinnere vorzustellen.

Zur Entwicklung der Drusenzellen ist wenig zu sagen. Daß eine Zelle zur Drusenbildung bestimmt ist, erkennt man erst am Auftreten der Kristalle, wenn die Differenzierung der einzelnen Gewebearten aus dem Meristem schon ziemlich weit fortgeschritten ist.

Raphidenzellen.

Die zweite Art der Kristallzellen im Blatt von *Sparganium ramosum* enthält Raphiden. Diese Zellen erscheinen im Gefolge der Leitbündel; sie gehören dem Speicherparenchym an und liegen wie die Drusenzellen am inneren Rande der Palisadenschicht. Fig. 39, 5 stellt eine Raphidenzelle eines ausgewachsenen Blattes im senkrecht zur Blattfläche geführten Längsschnitt dar. Die Zelle ist erheblich größer als die umgebenden. Von links ragen Zellen der innersten Schicht des Assimilationsparenchyms (Palisaden) in das Bild hinein. Nach rechts, oben und unten schließen sich Zellen des Speicherparenchyms an. In der Zelle, ihr großes Lumen nur zum geringen Teil ausfüllend, liegt das Raphidenbündel; Kern und Cytoplasma konnte ich sowohl bei dieser Zelle, als auch bei anderen nicht mehr entdecken. Die Abbildung einer ähnlichen Zelle im Querschnitt stellt die Fig. 39, 6 dar. Auch hier stoßen von links Palisaden, von rechts Speicherzellen an die Kristallzelle an. Im Inneren der Zelle ist das Raphidenbündel quer geschnitten.

Schon in ganz jungen Blättern von ungefähr 2 mm Länge sind große Raphidenbündel zu erkennen und man findet die Anlage der sie enthaltenden Zellen in noch weit jüngeren Stadien. Um einen Überblick über die Verteilung der Raphidenzellen in jungen Blättern zu erhalten, präparierte ich aus einer in 70 prozentigem Alkohol fixierten Knospe ein Blatt, das etwa 2 mm lang war, heraus und brachte es über absoluten Alkohol in Xylol, um es durchsichtig zu machen, und schließlich in Canadabalsam. Unter dem Mikroskop traten in dem Präparat bei schwacher Vergrößerung die Raphidenbündel auf der Dorsalseite als kurze, dunkle Striche deutlich hervor. Die Ventralseite dieses Blattes hatte nur ganz wenig Raphidenbündel. In Fig. 40 habe ich das Bild wiederzugeben versucht. Man hat die Dorsalseite des Blattes vor sich; zunächst fällt auf, daß die Raphiden nur in der oberen Hälfte des Blattes auftreten. Hier schimmern auch schon die ersten Luftkammern als helle Rechtecke durch das Gewebe hindurch. Soweit sie nach unten zu verfolgen sind, reicht auch die Region der Raphidenbündel. Nach der Basis des Blattes und den Blatträndern zu nehmen die Raphidenbündel an Größe und Häufigkeit ab, mit anderen Worten: Wo die Leitbündel am weitesten ausgebildet sind, findet sich das meiste Calciumoxalat.

Mit wenigen Ausnahmen, wo die Kristallzellen über den Luftkammern liegen, findet man die Raphiden längs den Leitbündeln angeordnet; vornehmlich die großen Raphidenbündel liegen links und rechts von den Leitbündeln (Fig. 40).

Um die Entwicklung der Raphidenzelle zu untersuchen, stellte ich Längsschnitte durch Blätter im Alter des beschriebenen her von Material, das in Alkohol fixiert war. Die ganz jungen Stadien ließen sich an Mikrotomschnitten studieren. Für die älteren benutzte ich Handschnitte durch die entsprechenden Zonen des Blattes. Die Entwicklung der Raphidenzellen der Laubblätter geht folgendermaßen vor sich: aus dem homogenen Meristem polygonaler, gleichartiger Zellen differenzieren sich einzelne Zellen, in denen Teilungen, wie sie ringsumher noch geschehen, nicht mehr erfolgen, die sich aber gleichwohl vergrößern und dadurch mit der Streckung des Blattes Schritt halten. Diese Zellen liegen in der Nähe der Leitbündel am inneren Rande der zu Palisaden bestimmten Zellschichten. Die Zellen selbst entstehen aus dem Meristem, das das Speicherparenchym bilden wird. Die zukünftigen Raphidenzellen wachsen hauptsächlich in die Länge (Fig. 41, 1, 2), doch übertreffen sie auch in der Breite ihre Nachbarn. Ihr Inhalt ist plasmareich und hat einen großen Kern. Schon sehr früh erkennt man kleine Kristallnadeln, die auftreten, wenn die Zelle im Längsschnitt etwa die dreifache Fläche einer gewöhnlichen Parenchymzelle der Umgebung einnimmt. (Fig. 41, 3). Die Zelle nimmt weiterhin an Größe zu, ohne sich zu teilen, während sich von außen immer mehr Wände durch die Vermehrung der benachbarten Zellen an sie ansetzen. Das Raphidenbündel vergrößert sich ebenfalls derart, daß es während einer gewissen Periode nur wenig hinter der Länge der Zelle zurückbleibt (41, 4, 5, siehe auch Fig. 11). Der Protoplast besteht immer noch aus reichlichem Cytoplasma und aus einem Kern, der größer ist, als die Kerne der umliegenden Zellen, und der fast stets in der Mitte der Zelle zwischen dem Raphidenbündel und der Wand liegt. Von der Altersstufe der Figur 41, 5 an läßt nunmehr das Längenwachstum der Oxalatnadeln nach. Die Zelle jedoch kann noch erheblich an Länge und Breite zunehmen, so daß man in ausgewachsenen Blättern Bilder sieht, wie Fig. 39, 5 eines zeigt. Zuweilen findet man im Längsschnitt einige, aber stets wenige Raphidenzellen, die in Längsreihen hintereinander liegen. Doch kann man hier nicht von „Kristallzellreihen" sprechen, denn diese Anordnung ist zweifellos eine zufällige und ist nicht etwa durch späte Teilungen einer Raphidenmutterzelle entstanden.

Die Raphiden sind, solange die Bündel in ihren Ausmaßen der Zell-Länge noch nahe kommen, annähernd gleich lang (Fig. 11); sie liegen, im Querschnitt gesehen, in regelmäßiger Anordnung mit kurzen Abständen nebeneinander. Später jedoch im erwachsenen Blatt findet man sie in der Längsrichtung gegeneinander verschoben vor (Fig. 39, 5), und auch im Querschnitt erscheint die Ordnung gestört; Gruppen haben sich losgelöst und liegen unregelmäßig beieinander, obschon man auch jetzt noch eine früher vorhanden gewesene Ordnung feststellen kann (Fig. 39, 6). Inwieweit allerdings an dieser im Querschnitt erscheinenden Unordnung das Messer schuld ist, ist schwer zu entscheiden. In Mikrotomschnitten, die mit Hämatoxylin-Eisenalaun behandelt sind, sieht man die Raphidenscheiden,

die, wie Kohl (1899 S. 276) an anderen Objekten festgestellt hat, aus unverändertem Protoplasma bestehen, deutlich gefärbt und hat damit ein Kennzeichen der Raphidenzellen, auch wenn die Kristalle durch saure Fixierungsgemische herausgelöst worden sind.

Die typischen Schuppenblätter und die Übergangsformen zu den Laubblättern enthalten ebenfalls Raphidenzellen.

6. Schleimdrüsen.

In Englers Werk „Das Pflanzenreich" erwähnt P. Graebner, der die *Typhaceen* und *Sparganiaceen* bearbeitete, daß Schleimzellen im Parenchym des Blattes hin und wieder vorkommen, daß aber Schleimdrüsen an der Innenseite der Scheiden fehlen (1900 Sparganiaceae S. 4). Kirchner, Loew und Schröter (1908 S. 385) bemerken, daß die Blattscheiden die Funktion innenseitiger Schleimabsonderung nicht besitzen.

Diese Angaben beruhen auf einem Irrtum.

Schneidet man nämlich eine Knospe oder auch eine mit ausgewachsenen Blättern versehene *Sparganium*pflanze in der Blattgrundregion quer, so kann man auf der Oberseite der Blätter, besonders der Niederblätter, deutliche Drüsen wahrnehmen, welche, wenn auch nur in geringem Maße, Schleim produzieren. Diese Drüsen haben einen ähnlichen Bau, wie die von *Typha,* welche von den oben genannten Verfassern auch beschrieben werden. Auch die Reaktionen stimmen überein, wenn sie auch nicht immer so deutlich zu erhalten sind, wie gerade bei *Typha.* Deshalb sollen die Reaktionen nur bei dieser Pflanze eingehend behandelt werden.

Verteilung.

Die Schleimdrüsen sind bei *Sparganium* an den Laubblättern nicht gerade häufig, doch findet man sie sogar noch an den Spreiten der ausgewachsenen Blätter als kleine braune Flecke. In großer Zahl dagegen fallen sie an der Innenseite der scheidigen, farblosen Niederblätter auf, auch hier als kleine braune Stellen hervortretend. Besonders im oberen Teil der Niederblätter sind diese Zellgruppen stets zu finden.

Bau.

Figur 42a stellt eine solche Schleimdrüse in der Aufsicht auf die Ventralseite eines äußeren Niederblattes dar. Man erkennt 15 Zellen, die über die mit dünnen Linien angedeutete Epidermis der Umgebung hinausragen. Diese Schleimdrüsen sind rundliche bis ovale Gebilde, welche stets nur über den primären Gefäßbündeln gelegen sind. Nur an ganz alten Schuppenblättern von Knospen an Ausläufern fand ich Ausnahmen. Diese Blätter hatten auch einige wenige Schleimdrüsen über den Luftkammern, doch waren diese wenigzellig; sie bestanden aus nur 2—4 Zellen. Im Durchschnitt setzen sich die Schleimdrüsen aus 10—20 Zellen zusammen. In Ausnahmefällen können sie über 30 zählen.

Der Querschnitt einer Schleimdrüse ist in Figur 42 b dargestellt. Acht Zellen wölben sich über das Niveau der benachbarten Epidermiszellen hinaus. Drei Zellen der nächsten Schicht gehören auch noch dem Organ „Schleimdrüse" an; denn sie geben ebenfalls manche Reaktionen, die für die äußere Schicht charakteristisch sind. Diese zweite Schicht ist jedoch nur bei größeren Drüsen vorhanden. Bei mittleren und besonders bei kleineren fehlt sie zumeist. Ein ganz ähnliches Bild, wie der Querschnitt, liefert uns ein Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche (Fig. 42c). Auch hier fällt wieder die Vorwölbung über die Blattfläche auf. Auch die zweite Zellschicht hebt sich deutlich von dem benachbarten Gewebe ab. Die Längs- und Querschnitte sind nach Material, das in Alkohol oder in Juelscher Flüssigkeit fixiert wurde, gezeichnet. In den Zellen dieser Schnitte befanden sich nur noch stark geschrumpfte, unregelmäßige Gebilde von schwach gelblicher Farbe, die in einem Teil der Figuren auch eingezeichnet wurden. Schnitte durch lebende Blätter zeigten in den Zellen roten Zellsaft, der als große Vakuole die ganze Zelle auszufüllen schien. Der gleiche Zellsaft fand sich übrigens auch in einzelnen, regellos verteilten Zellen des Parenchyms im Blattinnern. Die Außenwände der Zellen speicherten Methylenblau, was auf eine Umwandlung der Zellulose in Schleim schließen läßt. Auch außerhalb der Zellen war Schleim durch Methylenblau nachzuweisen. Eine Cuticula war über den Schleimdrüsen nicht mehr wahrzunehmen, obgleich die benachbarten Epidermiszellen mit Sudanglyzerin die bezeichnende Rotfärbung darboten. Damit erscheint mir jedoch das absolute Fehlen einer Cuticula auf den Schleimdrüsen nicht nachgewiesen zu sein. Nach den Schilling schen Untersuchungen (1894) an ähnlichen Objekten kann man vielmehr annehmen, daß eine dünne Cuticula vorhanden gewesen ist, die durch die Verschleimung der darunter liegenden Schichten der Zellmembran abgehoben und gesprengt wurde.

Die Schleimproduktion ist übrigens nicht sehr groß, jedenfalls viel geringer als bei *Typha* und anderen schleimbildenden Wasserpflanzen, obwohl die Drüsen in ihrer Ausbildung denen von *Typha* kaum nachstehen dürften. Die Drüsen scheinen diese ureigene Fähigkeit zum großen Teil verloren zu haben. Auch der Inhaltskörper der Schleimzellen, dessen Homologon wir später bei *Typha* als sehr nahe dem Raciborski schen Myriophyllin verwandt erkennen werden, gibt die entsprechenden Reaktionen nur wenig deutlich. So tritt z. B. mit Fehlingscher Lösung ein nur spärlicher rotbrauner Niederschlag auf und Vanillin-Salzsäure erzeugt eine blaßrote, aber nicht wie bei *Typha* eine lebhafte kirschrote Färbung des Zellinhaltskörpers. Auch die Speicherung des Methylenblau ist keineswegs reichlich. Immerhin gestattet der Ausfall der Reaktionen, einen dem Myriophyllin verwandten Körper in den Zellen anzunehmen.

Entwicklung.

Die Entwicklung der Schleimdrüsen läßt sich an Mikrotom-Schnittserien sehr gut verfolgen. In den mit Haematoxylin-Eisen-

alaun gefärbten Präparaten treten die Zellen, die zu Schleimdrüsen werden, durch dunklere Blaufärbung deutlich hervor. Die Fig. 43, 1—7 und 44, 1—5 sind sämtlich nach Mikrotomschnitten gezeichnet. Ich habe mich darauf beschränkt, die Flächenansichten und Längsschnitte abzubilden; die Querschnitte zeigen wegen der regelmäßigen Aufteilung ganz ähnliche Bilder wie die Längsschnitte. Betrachten wir vorerst die Flächenansichten (Fig. 43, 1—7). Um solche Bilder zu finden, durchsuchte ich Serien von Schnitten (durch Laubknospen), deren Ebenen parallel den Blattoberseiten lagen. Durch die dunklere Blaufärbung des Zellinhaltes hat man, wie schon gesagt, einen deutlichen Hinweis auf die gesuchten Zellen; Schnitte, die durch die Epidermis gehen, zeigen fast stets mehrere solcher dunklen Stellen im Gesichtsfeld. Schon die Schleimdrüsenmutterzellen speichern intensiv das Haematoxylin. Fig. 43, 1 stellt eine solche Mutterzelle dar. Nicht immer, doch in den meisten Fällen ist nur e i n e Mutterzelle vorhanden; zuweilen geht eine Schleimdrüse aus zwei nebeneinanderliegenden Mutterzellen hervor; auch kommt es vor, daß zunächst nur eine Mutterzelle vorhanden ist, die sich in noch zu erörternder Weise normal teilt und daß später, wenn die junge Schleimdrüse schon aus mehrer Zellen besteht, noch eine benachbarte Zelle zu Aufteilungen schreitet und daß dann also die Schleimdrüse aus zwei Mutterzellen hervorgeht. Dies ist z. B. bei Fig. 43, 5 der Fall; die Erläuterung dieser Figur folgt später.

Die Mutterzelle teilt sich durch Einschiebung einer Horizontalwand in zwei Tochterzellen (Fig. 43, 2); dies ist der am häufigsten vorkommende Teilungsmodus, doch tritt auch nicht selten zuerst eine Vertikalwand auf. Fig. 43, 2a zeigt zwei nebeneinanderliegende Mutterzellen nach ihrer ersten Teilung; hier sind die ersten Wände vertikal gestellt. Stets aber erfolgen die Teilungen in der Mutterzelle und in den aus dieser entstehenden Zellen senkrecht zur Blattfläche, so daß immer nur eine Zunahme der Zellenzahl in der Blattfläche, nicht aber in der Blattiefe zu konstatieren ist. Die äußerste Schicht, und nur die äußerste, ist mithin rein dermatogenen Ursprungs. Die beiden Tochterzellen teilen sich nunmehr senkrecht zur ersten Teilungsrichtung (Fig. 43, 3, 3a). Die vier resultierenden Zellen teilen sich wieder mit Horizontal- oder Vertikalwänden. Fig. 43, 4 ist nach einem solchen Stadium gezeichnet. Die Teilungen erfolgen nicht genau gleichzeitig. Hier ist z. B. die rechte obere Zelle noch ungeteilt. Auch die neu gebildeten Zellen teilen sich weiter. Doch kann nun schon hier und da eine Zelle in ihren Teilungsschritten hinter den anderen zurückbleiben. Würden die Teilungen gleichmäßig erfolgen, so müßte man mathematische Zahlenfolgen erwarten, und zwar Stadien mit 1, 2, 4, 8, 16, 32 usw. Zellen, d. h. die Zahlen würden Potenzen von 2 bilden. Infolge der Unregelmäßigkeiten kommen jedoch alle möglichen Zahlen vor. Betrachten wir z. B. Fig. 43, 5. Hier ist zunächst zu beachten, daß ursprünglich zwar eine einzige Mutterzelle begonnen hat, Teilungen auszuführen, daß aber etwas später noch eine links benachbarte Zelle ebenfalls

zur Teilung übergegangen ist. Man erkennt das an dem Verlauf der senkrechten Zellreihen, von denen zwei an der Schleimdrüse Anteil haben. Ich habe zu den älteren Stadien der Deutlichkeit halber besondere Analysen als Nebenzeichnungen gegeben. In diesen Analysen bedeutet:

——————— Wand der Mutterzellen
- - - - - - - - Erste Aufteilungswand
. . . . . Zweite Aufteilungswand
——————— Dritte Aufteilungswand
- - - - - - - - Vierte Aufteilungswand
..... Fünfte Aufteilungswand

Die rechte Mutterzelle ist in ihren weitesten Abkömmlingen bis zum vierten Aufteilungsschritt gekommen, die linke bis zum dritten. Die Abkömmlinge der linken Mutterzelle haben unter sich sogar noch eine ungeteilte Tochterzelle.

Das in Fig. 43, 6 abgebildete Stadium ist aus nur einer Mutterzelle entstanden. Obwohl die Schleimdrüsenzellen die benachbarten Epidermiszellen beiseite gedrängt haben, sind doch noch die Wände, die ehemals die Längsbegrenzung der Mutterzelle bildeten, und ihre Fortsetzungen nach oben und unten klar zu erkennen. In den weitesten Zellen sind die Teilungen hier bis zur 5. Aufteilungswand vorgeschritten. An Hand der Nebenzeichnung ist die Analyse der Wände nicht schwer. Fig. 43, 7 ist das weiteste Stadium, das ich nach Mitrotomschnitten gezeichnet habe. Auch hier ist die Analyse nach der Nebenzeichnung leicht auszuführen, so daß es einer näheren Erläuterung nicht bedarf. Es sei jedoch bemerkt, daß gerade hier in diesem ältesten Stadium die Aufteilung noch eine sehr regelmäßige ist. Nur eine Zelle im linken oberen Quadranten hat noch nicht die fünfte Wand gebildet und nur in einer Zelle des rechten unteren Quadranten ist schon die 7. Wand sichtbar. Die Analyse der Flächenschnitte am Objekt macht übrigens keine Schwierigkeiten. Die verschiedene Dicke der Wände sowie der Grad der Verknickungen sind sichere Zeichen dafür, ob man es mit alten oder jungen Wänden zu tun hat. Die Kerne in den jungen Schleimdrüsen sind in allen Schnitten gut sichtbar. Sie sind, wie immer bei meristematischem oder jungem Gewebe, im Verhältnis zur Zelle sehr groß. Haematoxylin wird reichlich von ihnen gespeichert. Das Plasma füllt in den Stadien der Fig. 43, 1—7 das übrige Lumen der Zelle aus; Vakuolen, Leukoplasten oder sonstige Inhaltskörper konnte ich in diesen Jugendstadien nicht feststellen.

Es bleibt nun noch übrig, auf die Entwicklung der Schleimdrüsen im Längsschnitt einzugehen. Auch diese ließ sich in Mikrotomschnittserien gut verfolgen. Ich habe eine Reihe von Zeichnungen in den Figuren 44, 1—5 gegeben. Fig. 44, 1 stellt das Stadium dar, in dem eine Meristemzelle des Dermatogens durch dunklere Inhaltsfärbung und durch leichte Hervorwölbung kund gibt, daß sie die Mutterzelle

einer Schleimdrüse ist. Dieses Hervortreten über die Ebene der Epidermis hinaus ist also schon im ersten Stadium erkennbar und bleibt weiterhin bis zum fertigen Zustand eine Eigenschaft der Schleimdrüsen. Oftmals findet man gerade in den Schnitten durch junge Stadien im Innern der Knospe, daß durch die enge Knospenlage die Zellen der Schleimdrüsen einem so großen Widerstand an den anliegenden Blättern begegnen, daß eine Hervorwölbung nicht möglich ist. In diesen Fällen sieht man deutlich, daß der Druck auf die tiefer im Blatt gelegenen Zellschichten wirkt und diese etwas nach innen drängt. Fig. 44, 2 würde dem 2- oder 4-Zellstadium entsprechen. Fig. 44, 3, wo vier Zellen geschnitten sind, ist etwa gleichaltrig mit dem in Fig. 43, 5 abgebildeten Flächenschnitt. Hier ist schon die nächstinnere Zellschicht zur Teilung und Ausbildung perikliner Wände übergegangen. In Fig. 44, 4 macht sich eine deutliche Hervorwölbung der äußeren Zellen bemerkbar. Ebenfalls treten in der zweiten Zellschicht die Aufteilungen besser hervor. Daß die zweite Zellschicht nicht immer am Aufbau einer Schleimdrüse sich zu beteiligen braucht, zeigt Fig. 44, 5. Die Drüse, die dieser Figur entspricht, ist zwar an Zellenzahl denen der Figuren 44, 3 und 4 nicht voraus, sie ist aber älter, denn in ihren vier Zellen zeigt sich ein brauner Inhaltskörper, der in den vorhergehenden Stadien noch nicht vorhanden war. An dem Auftreten dieser braunen Inhaltskörper erkennt man, daß die Schleimdrüsen ihre eigentliche Entwicklungszeit beendet haben. Zellteilungen sind fortan nicht mehr zu erwarten. Die folgenden Figuren sind nach Handschnitten durch in Alkohol oder Juelscher Flüssigkeit fixiertes Material gezeichnet. An die Figur 44, 5 schließt sich Fig. 44, 6 an. Es ist der Längsschnitt durch eine kleine Schleimdrüse, deren epidermale Zellen den schon erwähnten braunen Inhalt führen. In Fig. 44, 7 hat auch die zweite Schicht an der Bildung jenes Inhalts teilgenommen und in der Fig. 42, c ist dasselbe der Fall. Man erkennt an diesem Schnitt durch eine ausgewachsene Schleimdrüse besonders schön das Alter der Querwände an der Tiefe der Einknickung, die sie an der Außenwand hervorgerufen haben.

Vergleicht man nun noch einmal den Querschnitt (Fig. 42 b) mit diesem Längsschnitt, so ist tatsächlich kein grundlegender Unterschied feststellbar. Im Querschnitt sind die epidermalen Zellen der Schleimdrüsen allgemein schmaler als im Längsschnitt, was ganz erklärlich ist, wenn man bedenkt, daß die Schleimdrüsen zumeist in der Aufsicht eine elliptische Form haben, deren größere Achse in der Blattlängsrichtung liegt, und wenn man weiterhin beachtet, daß diese Zellkomplexe in regelmäßiger Aufteilung sowohl in der Horizontalen wie in der Vertikalen gleichviel Zellen enthalten. — Die Randzellen der Schleimdrüse und die Epidermiszellen, die an sie anstoßen, bleiben gewöhnlich kleiner, als die mittleren. Infolgedessen erscheint die Gegend zwischen der Schleimdrüse und der umgebenden Epidermis vertieft. Diese kleineren Randzellen sind besonders deutlich in Fig. 42, c als obere und untere Begrenzung der Drüse.

Im Querschnitt (Figur 42, b) sieht man ebenfalls diese kleineren Zellen am rechten Rand.

II. Typha latifolia.

In der Ähnlichkeit der Form und der Verteilung der Blattelemente von *Typha* und *Sparganium* drückt sich die nahe Verwandtschaft beider Pflanzen aus. Auch bei *Typha latifolia* haben wir es wieder mit einem große Luftkammern führenden Blatte zu tun. Die Luftkammern sind in Fig. 1 b mit 1 bezeichnet. Der Buchstabe O gibt die der Achse zugekehrte Oberseite, K die Kanten des Blattes an. Die Leitbündel sind in gleicher Art wie bei *Sparganium* eingetragen. Große Leitbündel (3) liegen auf beiden Seiten des Blattes vor den Luftkammerlängswänden, kleinere in der Mitte der größeren Kammerzwischenwände (4) und unter der Blattoberfläche vor den Luftkammern. Zwischen den Leitbündeln sieht man hier und da Queranastomosen (5). Unter der Epidermis verlaufen Sklerenchymfaserstränge, ebenso in den Kammerzwischenwänden (bei 7). Besonders stark sind die Faserstränge an den Blattkanten. Auch Diaphragmen sind vorhanden (in Fig. 1 b nicht eingezeichnet). Das Parenchym zeigt die gleiche Verteilung wie das von *Sparganium*. Die Epidermis führt auf beiden Blattseiten Spaltöffnungen. Das Assimilationsparenchym setzt sich aus 2—4 Schichten von Palisadenzellen zusammen. Darauf folgt das Speichergewebe, dessen große, dünnwandige Zellen die Luftkammern begrenzen, also auch die Kammerlängswände bilden und die Leitbündel und die inneren Faserbündel umgeben. Als letztes wäre noch das Sternparenchym zu erwähnen, das in einer Ausbildungsform die Diaphragmen bildet und in einer zweiten in den Luftkammern zu finden ist. Die anatomische Entwicklung des Blattes ist im großen und ganzen die gleiche wie die von Sparganium, so daß es sich erübrigt, in dieser allgemeinen Einleitung nochmals darauf einzugehen. Näheres findet sich in den einzelnen Abschnitten, zu denen ich mich nunmehr wende.

a) Äußere Morphologie der Achse und des Blattes.

Die Laubblätter von *Typha* stehen an den in weitem Bogen aus der horizontalen Richtung des Rhizoms in die vertikale gekrümmten Rhizomenden. Sie haben die Divergenz ½ und sind dorsal und ventral inseriert, d. h. sie kehren zur einen Hälfte ihre Dorsalseite, zur anderen ihre Ventralseite der Wachstumsrichtung des Ausläufers zu. In den jungen Knospen an den Ausläuferspitzen sind alle Übergänge vom Schuppenblatt zum Laubblatt aufzufinden, wenn man von der Basis zur Spitze fortschreitet. Der die Laubblätter tragende Teil des Sprosses ist stark gestaucht; Folge davon ist, daß die Blätter mehr nebeneinander als übereinander stehen. Eine leichte schraubige Drehung, meist rechtsläufig, ist, wie schon bei *Sparganium* beschrieben, in der Aufeinanderfolge der Blätter zu erkennen (Raunkiär, cit. v. Kirchner, Loew und Schröter 1908, S. 356).

Eine Drehung in demselben Sinne, die 1—1½ Kreislauf erreicht, ist an jedem einzelnen Blatt vorhanden. Diese zuerst von Schnizlein (1845, cit. bei Kirchner, Loew und Schröter) hervorgehobene Tatsache wurde von Schwendener (1874, S. 104) so gedeutet, daß durch diese Drehung das lange Blatt dem Winde, von welcher Seite er auch wehen mag, „an mindestens zwei Punkten seiner Längenausdehnung die schmale Seite zukehrt, in welcher Stellung begreiflicherweise die Biegung fast unmerklich ist".

Die Blätter von *Typha latifolia* fand ich meist 2 m lang, doch können sie nach Kirchner, Loew und Schröter (1908) eine Länge von 3 m erreichen. Ihre Breite schwankt zwischen 1 und 2,5 cm. Die Hälfte bis ⅓ der Gesamtlänge gehört der Scheide an. An alten Blattrosetten sind die äußeren Laubblätter soweit durch die inneren auseinandergedrängt, daß ihre Scheiden die inneren Blätter nicht mehr zu umfassen vermögen. Betrachtet man jedoch ein weiter innen stehendes Blatt, so sieht man, daß es mit dem unteren Teil seiner Scheide die jüngeren Blattbasen umschließt. In Fig. 2 b habe ich genau so, wie es in Fig. 2a für *Sparganium* geschehen war, mehrere Blattzonen von *Typha latifolia* übereinander gezeichnet. Auch hier stelle man sich vor, daß die älteren und jüngeren Blätter entfernt worden sind; die Narbe des nächstälteren Blattes ist in Fig. 2b A mit 1 bezeichnet. Wiederum sind zwischen den einzelnen Blattstücken längere Strecken ausgelassen. Betrachten wir zunächst Teilstück A. Das prismatische Klötzchen ist aus dem obersten Teil der Achse herausgeschnitten worden. Auf seiner etwas konvexen Oberseite ist das Blatt mit seiner Basis inseriert. Diese Insertionsstelle bildet fast einen Kreis. Die offene Stelle liegt der Blattmittellinie gegenüber. In dieser untersten Region der Blattscheide berühren sich die Blattflanken nicht und lassen somit der Achselknospe des nächstälteren Blattes Raum. Wir stellen also hier eine Abweichung von *Sparganium* fest; dort war die Basis des Blattes eine geschlossene Röhre, hier hat die Röhre einen dreieckigen Schlitz. Die Blattflanken nähern sich nämlich, je höher hinauf man die Blattscheide verfolgt, und liegen schließlich übereinander (Fig. 2b, A, B). Bald deckt die linke Flanke die rechte, oder aber das Umgekehrte ist der Fall. Im oberen Teil des Blattausschnittes B sind die zarten und dünnen Blattflanken schon wieder ein wenig voneinander entfernt. Sie werden, je höher man kommt, schmaler und schmaler (C) und lassen durch ihr Verschwinden in der Region D einen allmählichen Übergang der Blattscheide in die Blattspreite wahrnehmen. Auch hier möchte ich mit den Ausdrücken „Blattscheide" und „Blattspreite" nicht etwa Stellung zu der Phyllodientheorie der Monocotyledonen nehmen, sondern ich gebrauche diese Bezeichnungen nur, weil sie mir zur einfachen Benennung der beiden Formen des unteren und oberen Teiles des Typhablattes passend erscheinen. Mit zunehmender Entfernung von der Insertionsstelle nimmt die dorsal-ventrale Ausdehnung des Blattes ab. Langsamer als in dieser Richtung verkleinert sich die Ausdehnung

des Blattes von Kante zu Kante, so daß wir auch hier in der oberen Blattregion eine flache Blattform haben. Das Blatt ist, abgesehen von diesem obersten Teil, in seiner ganzen Länge auf der Oberseite konkav, auf der Unterseite konvex. Demgemäß ist der Querschnitt des Blattes ein halbmondförmiger. Die Form der Blattspitze zeigt Figur 2 b, H. — Feine, mit der Lupe gut erkennbare Längsrippen ragen in großer Zahl über die Blattfläche hinaus; wir werden später noch feststellen, daß sie aus großen, dickwandigen Epidermiszellen, die über den Bastbündeln liegen, bestehen.

An den Ausläufern befinden sich, in zweizeiliger Anordnung auf der dorsalen und ventralen Seite inseriert, die stengelumfassenden Niederblätter von charakteristischer Schuppenform. Diese Schuppen sind an der Basis weiß bis blaßrot, an der Spitze gelblich bis leicht grünlich. Sie liegen der Achse an. Ihre Lebenszeit ist nur kurz, denn sie sterben bald ab und hinterlassen nur die widerstandsfähigen Leitbündel in Büscheln.

Die Angabe Falkenbergs (1876, S. 90), daß nur in den Achseln der Laubblätter Seitensprossen angelegt werden, wird von Kirchner, Loew und Schröter widerlegt (1908, S. 355). Tatsächlich gibt es auch in den Achseln der Niederblätter, die an der Sproßumbiegungsstelle sich befinden und als Schuppenblätter anzusprechen sind, entwicklungsfähige Knospen, die bei ihrem Auswachsen zu horizontalen Ausläufern die Basis des Tragblattes durchbrechen, wohingegen die Sproßanlagen in den Laubblattachseln nur in seltenen Fällen zur Ausbildung gelangen.

b) Entwicklung der Blattgestalt.

Um die Entwicklung des Laubblattes von *Typha latifolia* zu schildern, möchte ich wie bei *Sparganium* von dem Vegetationskegel ausgehen. Seine Gestalt ist die eines niedrigen Bergrückens, der an seinen Längsseiten von je einem tiefen Tal, den Achseln zweier ihn umschließender Blätter, gebildet wird. Vertikale Längsschnitte durch den Vegetationskegel in seiner größten Ausdehnung und senkrecht dazu sind in Fig. 45a und 45b abgebildet. Die der Oberfläche mehr oder weniger parallel verlaufenden Zellschichten sind bei beiden Figuren deutlich sichtbar. Man kann 3—4 Schichten verfolgen. Auf der linken Seite der Figur 45b ist eine junge Blattanlage aufgetreten; das nächstältere Blatt erreicht mit seiner Spitze fast die Höhe des Vegetationskegels. Über beide Blätter und den Vegetationskegel wölben sich die beiden nächstälteren Blätter.

Zur Veranschaulichung der jungen Blattformen habe ich nach derselben Methode wie bei Sparganium eine Knospe in parallel-perspektivischer Darstellung gezeichnet. Von den drei Querschnitten, die in der Figur 46 vorhanden sind, ist der unterste tangential an den Vegetationskegel gelegt. Der mittlere befindet sich 620 μ und der oberste Querschnitt 2600 μ über ihm. Kombiniert mit diesen drei

Querschnitten wurde je ein Teil eines Längsschnittes, der von einer anderen Knospe stammte und so gut zu den Querschnitten paßte, daß die beiden oberen Schnitte nur ein wenig verschoben zu werden brauchten, um fast alle entsprechenden Linien zur Deckung zu bringen. Betrachten wir nun Figur 46 näher. Abweichend von *Sparganium,* dessen Vegetationskegel auf dem schwach konvexen Ende der Sproßachse sich erhebt, liegt der Vegetationskegel von *Typha latifolia* in einer Versenkung. Die Grenzfläche zwischen der Achse und den Blättern ist also hier eine nach oben konkave. Der Vegetationskegel in Fig. 46 hat übrigens fast dieselbe Form wie der in Fig. 45b bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete.

Ich habe wieder die Blätter nach ihrem zunehmenden Alter numeriert, indem ich bei der jüngsten Blattanlage, die erst ein wulstförmiger Höcker ist, begann. Blatt 2, das der Anlage 1 gegenübersteht, ist an seiner Basis, von einer Kante zur anderen gemessen, noch breiter, als es hoch ist; das dritte Blatt ist unten ebenso breit wie hoch. In der Achsel des vierten Blattes macht sich schon eine kleine Sproßanlage bemerkbar, wie sie in den nun folgenden Blättern nirgends mehr fehlen wird. Vom vierten Blatt an ist die Basis in seiner dorsal-ventralen Ausdehnung dünner als in höher gelegenen Teilen, doch ist zu bedenken, daß gerade in der Zone des vorliegenden Längsschnittes das Blatt besonders schmal ist, da ja noch Platz für die Achselknospe übrig bleiben muß. Schneidet man die Knospe vor oder hinter der Schnittebene der Fig. 46, so sieht man, daß der Unterschied zwischen der Basisbreite und der Dicke des darüber befindlichen Blattes kein so auffallend großer ist, wie er uns in eben dieser Figur entgegentritt. Sämtliche Blätter neigen sich nach dem Inneren und liegen eng gepreßt aneinander. Das neunte Blatt z. B. berührt mit seiner Dorsalseite die Ventralseite des elften Blattes; der obere Teil seiner Ventralseite legt sich an das zehnte Blatt an. In ihrer Mitte steht die Ventralseite in Berührung mit dem Blatt 8, und die untere Ventralfläche des neunten Blattes umschließt das Blatt 7. So wie das Blatt 9 steht jedes Blatt, sobald es ein gewisses Alter erreicht hat und solange es noch ganz in der Knospe ist, mit seinen zwei nächstälteren und seinen zwei nächstjüngeren Nachbarblättern in Berührung (Fig. 46). Im untersten Schnittkörper der Fig. 46 (A) ist eine Umfassung des gegenüberliegenden nächstjüngeren Blattes erst von dem achten Blatte an festzustellen; daß diese herumgelegten Flanken nur an der Basis vorhanden sind, sieht man daran, daß in dem Querschnitt des mittleren Knospenstückes B das achte Blatt keine umfassenden Ränder mehr zeigt. Dasselbe gilt vom neunten und zehnten Blatt. Analog zeigen das elfte und zwölfte Blatt im mittleren Querschnitt (Knospenstück B) dünne, schon bis zur Mittellinie reichenden Flanken, jedoch sind auch diese im obersten Querschnitt (Knospenstück C) nicht mehr vorhanden, sondern die Blätter 11 und 12 haben hier eine flache Gestalt. Nur das äußerste, dreizehnte Blatt ist auch im obersten Knospenstück C noch schneidig, doch auch dieses wird, wenn man es weiter oben schneidet, eine

flache Form zeigen. Wir haben in der Abbildung 46 eine Knospe vor uns, deren sämtliche Blätter zu echten Laubblättern werden.

Die Längen der Blätter trug ich in ein rechtwinkliges Koordinatensystem ein, wobei ich den Ordinaten-Nullpunkt wieder in Höhe des Vegetationskegels legte. Die Abszisse teilte ich in gleiche Teile, errichtete darüber die Senkrechten und trug hierauf die Abstände der Spitzen der einzelnen Blätter, vom Vegetationskegel aus gemessen, ab. Es ergab sich, daß die Punkte mit recht genauer Annäherung auf einer parabelähnlichen Kurve lagen (Fig. 47); selbst der Wert des Blattes 4, der am weitesten abweicht, ist noch relativ gut. Es liegt in der Natur der Sache, daß man bei Messungen an wachsenden Objekten keine mathematische Genauigkeit erwarten darf.

Eine noch interessantere Feststellung mathematischer Beziehungen werden wir später bei der Besprechung der Luftkammern an Knospenquerschnitten machen (S. 43).

c) Verteilung, Bau und Entwicklung der Blattelemente.

Durch die vorhergehenden Abhandlungen über *Sparganium ramosum* wurden schon viele Tatsachen, die bei *Typha* und *Sparganium* übereinstimmen, besprochen, so daß dieses Kapitel in einigen seiner Abschnitte nur ergänzende Bemerkungen enthalten kann. Andere Abschnitte werden eingehend behandelt werden, wie z. B. der Abschnitt über die Sklerenchymfaserbündel, die ich bei *Typha* genauer untersucht habe als bei *Sparganium.* Über den Inhalt dieses Kapitels gibt im übrigen die Inhaltsübersicht Aufschluß.

1. Luftkammern.

Verteilung.

Die Luftkammern liegen im Blatt in einer Schicht (abweichend von *Sparganium)* in Längsreihen angeordnet. Im spreitenförmigen Teil zählt man etwa 15 solcher Kammerlängsreihen; nach der Spitze zu nimmt die Zahl allmählig ab, in der Scheide trifft man auf mehr als 30, wobei jedoch zu bedenken ist, daß die Hälfte von diesen 30 einen sehr kleinen Querschnitt hat, da sie in den dünnen Flanken der Scheiden liegen.

Bau.

Neben vielen gemeinschaftlichen Merkmalen finden sich doch nicht wenige Abweichungen von *Sparganium ramosum.* Diese sind zum Teil bedingt durch die schon erwähnte andere Anordnung der Kammern im Blatt. Werfen wir hier nochmals einen Blick auf *Sparganium,* so treten uns dort viele kleine Kammern, von denen ein großer Teil die Blattoberfläche nicht berührt, entgegen. Bei *Typha* gehören jedesmal zwei Längswände einer Kammer den oberen und unteren Blattflächen an. Die beiden anderen Längswände werden durch wenige Zellschichten starke Lamellen gebildet. Schneidet

man ein Laubblatt quer, so kann man schon makroskopisch mühelos feststellen, daß die Luftkammern von der Dorsalseite bis zur Ventralseite reichen (Fig. 1b), und daß Längswände nur in der Richtung von der Ober- zur Unterseite verlaufen. Die Luftkammern haben infolgedessen die Form von Prismen mit rhomboider Querschnittfläche und stark abgerundeten Kanten. Die Kammern sind in der Mitte des Blattquerschnittes am größten. Nach dem Rande zu nehmen sie zugleich mit der Blattdicke ab. Sie sind nach Messungen von Loew (Kirchner, Loew und Schröter 1908) in den Blattscheiden im Durchschnitt 1,7 mm hoch und 2 mm breit. Ich maß Luftkammern aus der Mitte der Dorsalseite im Spreitenteil, wo sie also am größten sind, und fand Höhen von 3—4 mm und Breiten von etwa 2 mm. In Fig. 48 ist ein Ausschnitt aus dem ausgewachsenen Blatt abgebildet, um den Verlauf der Längs- und Querwandungen der Luftkammern zu zeigen. Die bei d und v an die Blattoberfläche anstoßende Längslamelle ist die größte; sie liegt in der Medianebene des Blattes. Zwischen den Längswänden sieht man dort, wo ein Teil der ventralen Oberfläche fortgeschnitten ist, mehr oder weniger vollständige horizontale Kammerwände: die Diaphragmen.

Diese bestehen z. T. aus einer oder aus zwei Schichten großen, schönen Sternparenchyms. Die Interzellularen sind abgerundet drei- oder vierkantig. Besteht das Diaphragma aus zwei Sternparenchymschichten, so liegen diese dicht übereinander. Diaphragmen, die aus mehr als zwei Zellschichten aufgebaut sind, bestehen aus kleinzelligem Sternparenchym, das Chloroplasten enthält*). Diese letzte Art der Querwände führt regellos zerstreute Zellen mit Drusen von Calciumoxalat, die später näher beschrieben werden sollen.

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß, wie Loew schon bemerkte (Kirchner, Loew und Schröter 1908, S. 385, Anm. 2), ein Teil der Querwände nicht vollständig durchgeht, sondern nur über einen Teil der Fläche ausgespannt ist. Diese Verhältnisse sollen an Hand der Fig. 48 näher erläutert werden. Wir sehen in der links von der bei d verlaufenden medianen Kammerlängswand angeschnittenen Luftkammerlängsreihe zwei Diaphragmen ausgespannt, die nur zum Teil die einzelnen Kammern voneinander trennen. An der Ventralseite (nur bei dem unteren Diaphragma (Fig. 48, a zu sehen) und an der Dorsalseite (bei b) sind große Interzellularverbindungen entstanden. Im allgemeinen sind diese „Löcher" kreisförmig, doch kommt es auch nicht selten vor, daß durch die Mitte dieses Kreises noch eine Parenchymbrücke läuft (a). Es sei an dieser Stelle gleich vorweggenommen, daß die Entwicklung dieser großen interzellularen Verbindungen eine schizogene ist. Im Jugendzustande haben sich die entsprechenden Zellen des Diaphragmas, die an der

*) Kirchner, Loew und Schröter (1908 S. 358) geben an, daß die Querwände „nur aus einer einzigen Lage sternförmiger Zellen" bestehen und zitierten damit Beobachtungen von Raunkiär (1895—1899). Diese Befunde Raunkiärs beruhen auf einem Irrtum, wie sich jedermann überzeugen kann, wenn er ein Typhablatt längs schneidet.

Stelle jener späteren „Löcher" lagen, von denen des unter dem Assimilationsgewebe gelegenen Parenchyms gelöst und sind nach der Blattmitte hin gezogen worden. Im Grunde genommen sind diese „Löcher" nichts anderes als die stark vergrößerten Interzellularen des Sternparenchyms. Daß Diaphragmen auch die ganze Fläche überspannen können, sieht man in Fig. 48 bei c.

Auf das andere Gewebe, das einen Teil der Luftkammerräume ausfüllt, komme ich später zu sprechen.

Die Verteilung der ein- und mehrschichtigen Diaphragmen bei *Typha* ist die nämliche wie bei *Sparganium.* Zwischen solchen, die aus dreischichtigem Parenchym bestehen, zählt man je eine etwas dünnere, aus zwei Schichten bestehende Kammerquerwand, in weiterer Aufteilung ferner je zwei einschichtige und selten noch dünnere Diaphragmen, die entweder ganz geblieben oder aber nur zum Teil erhalten sind. Die Unterteilung geht hier nicht ganz so weit, wie bei *Sparganium.*

Wir gehen jetzt zu den Längswänden der Luftkammern über. Indem wir uns zunächst mit ihrem Verlauf beschäftigen, kommen wir damit zu jenen interessanten mathematischen Beziehungen, auf die ich schon in einer kurzen Bemerkung S. 41 aufmerksam machte. In Fig. 49 a ist der Querschnitt, dessen Hälfte zur Anfertigung des mittleren Knospenausschnittes von Fig. 46 benutzt wurde, gezeichnet; es sind auch die Leitbündel mit den zwischen ihnen liegenden Sklerenchymfaserbündeln eingetragen, und zwar nur diejenigen, die später in den Kammerlängswänden eingebettet sind. Man kann aus der Lage dieser Bündel schon in solchen jungen Blättern mit wenig differenziertem Parenchym auf die Anordnung der Kammerwände schließen. Man sieht nun in jenem Knospenquerschnitt (Fig. 49 a) die Bündelquerschnitte in Hyperbeln hintereinanderliegen. Diese Hyperbeln haben zwei Eigenschaften gemein: 1. haben sie alle dieselbe Hauptachse, die so gelegen ist, daß alle Blätter (mit Ausnahme des innersten) ihr die Ventralseite zukehren, und 2. besitzen die Hyperbeln dieselbe Nebenachse, welche gleichzeitig die einzige Symmetrieachse des Schnittes ist. Diejenigen Bündelreihen, die auf den beiden Achsen selbst gelegen sind, kann man als die beiden Grenzfälle der Hyperbeln auffassen; sie stören also die Regelmäßigkeit nicht.

In Fig. 49 b habe ich die Kurven allein, ohne die Querschnittzeichnung auszuführen, dargestellt. Die der Nebenachse zunächst liegenden Hyperbeln gehen stetig durch den ganzen Querschnitt; daß die anderen unterbrochen und in Stücken seitlich verschoben sind, liegt wahrscheinlich an einer Schrumpfung der zarten inneren Blätter, die auf dem langen Weg von der Fixierung bis zur Einbettung nicht völlig zu vermeiden ist. Diese Anordnung der Luftkammerlängswände in Hyperbelstücken ist auch in früheren und späteren Stadien unverkennbar, ja selbst ausgewachsene Blätter zeigen noch im Verlauf ihrer Längslamellen diese Kurve, wenn auch nur in ent-

sprechend kurzen Stückchen; man betrachte z. B. die Fig. 1 b, die den Querschnitt durch die „Spreite" eines ausgewachsenen Blattes darstellt.

Wir wenden uns zu der Anatomie der Luftkammerlängswände. Entsprechend ihrer größeren freien Fläche sind sie bei *Typha* aus 4—6 Zellschichten aufgebaut. Diese Schichten bestehen aus in dorsal-ventraler Richtung gestreckten, dünnwandigen Parenchymzellen mit wandständigen Chloroplasten. Chlorophyllkörner konnte ich nicht beobachten. In den mittleren Zell-Längsreihen sind kleine dreieckige Interzellularräume entstanden, die einen Gasaustausch in der Querrichtung ermöglichen. Besondere Diffusionsflächen, wie wir sie bei *Sparganium* kennen lernten, sind nicht vorhanden. Bei *Typha* steht ja jede Luftkammer nach zwei Seiten mit der Außenatmosphäre in Verbindung. Deshalb sind besondere Einrichtungen für einen Gasaustausch durch die Kammerlängswände nicht erforderlich. Eine andere Abweichung von *Sparganium* besteht darin, daß die Längswände von kleinen Leitbündeln und kleinen Fasersträngen durchzogen werden, die der Längsrichtung des Blattes folgen. Am Rande der Kammerlängswände, dort, wo sie in den Blattrand übergehen, liegen die Hauptgefäßbündel, teilweise noch in den Längswänden selbst verlaufend (Fig. 1b, 3). In der Mitte der Längswände tritt uns im Blattquerschnitt je ein kleines, zierliches Leitbündel (Fig. 1b, 4) entgegen, das von einer Sklerenchymfaserscheide umgeben ist. Über und unter diesem Strang erkennt man je ein oder zwei, manchmal drei Faserbündel, die zweifellos die Lamellen aussteifen. Die Zahl dieser Faserbündel stuft sich ab nach der Lage der Längswand, in die sie gebettet sind; die der Blattmedian-Ebene nahe liegenden Längswände haben entsprechend ihrer Größe die meisten Faserbündel. Nach den Blattkanten zu nimmt die Zahl ab (Fig. 1 b). Die Faserbündel sind zweierlei Art. Entweder führen sie in ihrer Mitte einige Cambiformzellen, das sind langgestreckte, zartwandige Zellen, deren Ende zugespitzt ist, oder sie sind einheitlich aus Sklerenchymfasern zusammengesetzt. In der Mehrzahl sind sie von Kristallzellreihen mit prismatischen Kristallen begleitet. An den äußeren Zellen der Luftkammerlängswände hängen vertrocknete Reste der ehemals das Kammerinnere ausfüllenden Sternparenchymzellen, wenn nicht dieses Parenchym noch erhalten geblieben ist.

Dieser letzte Fall ist keine Seltenheit, sondern recht häufig. Man bemerkt viele Luftkammern des ausgewachsenen Blattes durchsetzt von einem außerordentlich feinen Sternparenchym, das erst bei starker Vergrößerung als ein solches erkannt wird. Mit seinen zarten, relativ langen Armen sind seine Elemente untereinander verbunden und an den Diaphragmen und den Längswänden der Luftkammern befestigt. Im Vergleich zu diesen sind die langarmigen Schwammparenchymzellen in den Luftkammern von *Sparganium* noch riesengroß. Die kleinen Sternparenchymzellen von *Typha* liegen reihenweise in der Blattlängsrichtung angeordnet, was im Hinblick darauf, wie ihre frühen Jugendstadien in den Blattlängs-

schnitten gelagert sind, nicht verwunderlich ist. In einigen Zellen, z. B. fast stets in den dem Blattrand nahe liegenden Kammern, erstreckt sich das „Füllgewebe" durch den ganzen Hohlraum. Dieses ist in Fig. 48 bei den beiden mit e bezeichneten Luftkammern der Fall. Der größere Teil der Luftkammern hingegen ist nicht vollständig von dem zarten Füllgewebe durchsetzt. Betrachten wir in Fig. 48 die mit f gekennzeichneten Luftkammern, so sehen wir, daß das Füllgewebe sich nur in der Mitte der Kammer befindet. Es nimmt den Raum eines vierseitigen Prismas ein, aus dem auf zwei gegenüberliegenden Seiten je ein Halbzylinder ausgeschnitten ist. Mit seinen beiden planen Seitenflächen steht der Körper in Berührung mit den Kammerlängswänden, seine beiden Grundflächen sind mit den Diaphragmen in Verbindung. Zwischen dem Füllgewebe und der Ober- und Unterseite des Blattes verlaufen luftgefüllte Hohlzylinder (Fig. 48 g), die oben und unten entweder von durchlaufenden Diaphragmen begrenzt sind, oder aber, wenn die Diaphragmen, wie schon Seite 42 bemerkt wurde, an den entsprechenden Stellen unterbrochen sind, frei und ohne Trennungswand mit den Hohlzylindern der nächstoberen oder nächstunteren Luftkammer in Verbindung stehen. Schließlich gibt es noch Luftkammern, die gänzlich leer sind (Fig. 48 h), bei denen also das Füllgewebe zerrissen wurde und in vertrockneten Resten an den Wänden liegt.

Noch ein letztes unterscheidet die Luftkammern von *Sparganium* und *Typha*. Das ist das Vorkommen isolierter kleiner Sklerenchymfaserbündelchen bei den letzteren. Ich möchte vorausschicken, daß de Bary (1877, S. 226—227) einen ähnlichen Fall, der von Duval-Jouve im Blattstiele von *Thalia dealbata* beobachtet wurde, behandelt. Längs durch die Luftkammern des *Typha*blattes, die Diaphragmen senkrecht und in gerader Richtung schneidend, dabei aber mit ihnen organisch verwachsen, durchlaufen sehr dünne Bastfasergruppen, stets begleitet von Kristallzellreihen, die Luftkammern. Sie sind unregelmäßig verteilt. Ihre Zahl beträgt in den mittleren Luftgängen 12—15, wenn man einen Querschnitt durch den mittleren Spreitenteil betrachtet, und verringert sich nach den Kanten zu mit abnehmender Größe der Luftgänge. Blattquerschnitte im oberen Blatteil, unweit der Spitze, zeigen in ihren Luftkammern keine solchen Faserbündelchen mehr. In Luftkammern, die angefüllt sind mit dem oben beschriebenen zarten Sternparenchym, gewähren die Faserstränge diesem einen Halt, denn man sieht viele der dünnen Arme in Verbindung mit den Faserbündelchen (Fig. 55, 7). Eine eingehendere Besprechung dieser sonderbaren Sklerenchymfaserbündelchen und ihrer Entwicklungsgeschichte behalte ich mir für das Kapitel „Sklerenchymfasern" vor.

Entwicklung.

Über die Entwicklungsgeschichte der Luftkammern ist nach dem bei *Sparganium* Gesagten nichts wesentlich Neues hinzuzufügen.

Wir finden bei *Typha* mutatis mutandis den gleichen Entwicklungsverlauf.

2. Leitbündel.

Über die Leitbündel im Blatt von *Typha* fand ich in der Literatur nur ganz spärliche Angaben. A. B. Frank (1867, S. 28) schreibt: „Bei *Typha angustifolia* findet man in den Gefäßbündeln des Blattes keinen Luftgang, sondern nur ein sehr weites leiterförmig verdicktes, wohlerhaltenes Gefäß, umgeben von langgestreckten, dickwandigen, nur an das Gefäß mit dünnen Membranen grenzenden Zellen". de Bary (1877) erwähnt kurz die Orientierung der Leitbündel (S. 332) und führt *Typha* als einen Vertreter der Pflanzen an, deren kollaterale Leitbündel die bekannten Unterbrechungen der Faserscheide aufweisen (S. 438). Bei Engler (1900) und bei Kirchner, Loew und Schröter (1908) werden die Leitbündel nur kurz gestreift.

Verteilung.

Die Verteilung der kollateralen Leitbündel im Laubblatt von *Typha latifolia* ist in die Skizzen 50—52 eingezeichnet. Die Lage der in diesen Abbildungen dargestellten Areale im ganzen Blattquerschnitt ersieht man ungefähr aus der Fig. 1 b. Die Bündel der Dorsalseite (Fig. 50) wenden alle ihren Gefäßteil der Ventralseite des Blattes zu. Die größeren Bündel der Ventralseite (Fig. 51) verhalten sich ebenso, die kleineren, über den Luftkammern gelegenen jedoch liegen um 180 Grad gedreht, so daß ihr Gefäßteil der Dorsalseite zugekehrt ist. Unregelmäßig angeordnet sind die kleinen, in den Luftkammerlängswänden des Blattinneren gelegenen Leitbündel; vielfach ist ihr Gefäßteil der Blattmediane zugewandt, doch kann er auch häufig zur Dorsalseite oder Ventralseite orientiert sein.

Bau.

Im Bau haben die Leitbündel von denen der Sparganiumblätter so wenig Unterschiede, daß es schwierig ist, die großen Gefäßbündel der einen Art von denen der anderen zu unterscheiden. Man vergleiche z. B. einmal die Figuren 53 und 17 in bezug auf ihre großen Leitbündel miteinander; bei denen von *Typha* (Fig. 53) findet man die gleiche Anordnung, das gleiche, nur einseitig verdickte, weitlumige Gefäß, die gleichen Siebröhren, die gleiche Faserscheide, die gleichen „Unterbrechungen der Faserscheide", wie bei *Sparganium* (Fig. 17). Das zwischen dem großen Leitbündel und der Ventralseite gelegene kleinere Bündel (Fig. 53) hat im verkleinerten Maßstabe die gleichen Elemente. Im allgemeinen sind die Bündel, die über den Luftkammern liegen, mit größeren Faserbündeln verbunden als bei *Sparganium*.

Auch die Queranastomosen sind ganz ähnlich. Sie laufen bei *Typha* jedoch nicht durch die Mitte der Diaphragmen, wie das bei

Sparganium oft vorkommt, sondern gehen bogenförmig am Blattrande von Bündel zu Bündel. Queranastomosen dieser Art sind in Fig. 54, die den Ausschnitt aus einem Blattquerschnitt darstellt, gezeichnet. Links und rechts sieht man die oberen Ecken von zwei großen Leitbündeln. Aus den „Unterbrechungen ihrer Faserscheiden" kommen die Anastomosen heraus. Der Gefäßteil der Anastomosen besteht aus wenigen, kurzen Tracheiden. Ein typischer Siebteil ist nicht zu erkennen.

Entwicklung.

Die Entwicklung der Leitbündel von *Typha* verläuft ganz analog der bei *Sparganium* geschilderten, so daß ich mir die Beschreibung, die doch nur auf eine Wiederholung des schon bei *Sparganium* Gesagten hinausliefe, ersparen zu können glaube.

3. Sklerenchymfasern.

Über die Fasern von *Typha* ist mehr geschrieben worden, als über die von *Sparganium*. Im Jahre 1874 werden sie von Schwendener (S. 79—81) gemeinsam mit denen von *Sparganium* kurz in ihrer Verteilung besprochen. Ihre Anordnung im Blattquerschnitt ist in zwei Figuren dargestellt. 1876 beschreibt Falkenberg (S. 92) kurz die „Skelettstränge" und teilt sie in drei Gruppen:

1. Gefäße + Cambiformzellen + Bastfasern,
2. Cambiformzellen mit einer Strangscheide von Bastfasern,
3. Bastfasern.

Bei de Bary (1877, S. 434) finden wir eine kurze Bemerkung, die sich auf *Typha* und *Sparganium* bezieht und schon auf Seite 23 dieser Arbeit zitiert ist. Auf Seite 438 ist nochmals *Typha* erwähnt, wo der Verfasser die Unterbrechungen der Faserscheiden von Gefäßbündeln behandelt. Über die Entwicklung der Faserbündel von *Typha latifolia* bringt Haberlandt (1879) auf Seite 9 mehreres. Ich werde das Wichtige später zitieren (S. 49).

Im Weltkrieg, als die Faserstoffe mangelten, kam man auf den Gedanken, die Typhafaser zu verwerten. Die Fasern wurden infolgedessen Objekte eingehenderer Untersuchungen. Doch bezogen sich diese in der Hauptsache auf die Haltbarkeit und Verwertbarkeit für die Textilindustrie. Im Jahre 1919 wurden zwei Arbeiten veröffentlicht, die eine von H. Reimers und die andere von Graebner, Medlewska und Zinz. Beide Arbeiten befassen sich mit der Anatomie des Blattes, legen aber das Hauptgewicht auf die Fasern, von denen die Maße in mehreren Tabellen angegeben sind. Allerdings beziehen sich die Arbeiten fast ausschließlich auf *Typha angustifolia*. Die *Typha*faser wird schließlich 1927 behandelt von Wiesner (1. Bd. S. 648—649). Der Verfasser nimmt Bezug unter anderem auf die Angaben von Reimers und Graebner, Medlewska und Zinz. Eine Literaturangabe bei Wiesner verweist auf weitere Arbeiten über *Typha*.

Verteilung.

Die Verteilung der Faserbündel ist in gleicher Weise wie bei *Sparganium* in der Fig. 50—52 dargestellt. An welcher Stelle im Blattquerschnitt ähnliche Bilder zu suchen sind, zeigen die Umrahmungen in Fig. 1 b. Wir unterscheiden zunächst mit Falkenberg drei Gruppen von Faserbündeln:

1. isolierte Faserbündel,
2. Bündel, die mit Cambiformzellen verbunden sind,
3. Faserstränge, die Leitbündel begleiten.

So hatten wir ja auch bei *Sparganium* die einzelnen Arten getrennt. Die Faserbündel der ersten Gruppe sind in den Figuren 50 bis 52 mit 1 bezeichnet. Sie finden sich subepidermal im Assimilationsparenchym und in den mittleren Längswänden zwischen den Luftkammern. Faserstränge der zweiten Gruppe, die also mit Cambiformzellen verbunden sind, liegen bisweilen im Assimilationsparenchym und auch in den Längswandungen der Luftkammern; sie haben in Fig. 50—51 die Zahl 2. Die meisten der im Blatt vorhandenen Faserstränge gehören der dritten Gruppe an. Sie umhüllen das Hadrom und Leptom der Leitbündel.

Bau.

Daß eine „teilweise Unterbrechung dieser Faserscheide, welche darin besteht, daß diese neben den Seitenrändern der Grenzfläche von Sieb- und Gefäßteilen eine mehr oder minder große, durch relativ zartwandiges Parenchym ausgefüllte Lücke hat", vorhanden ist, gibt schon de Bary (1877 S. 438) neben anderen Objekten für *Typha* an. Faserbündel von dem bisher besprochenen Bau sind in den Querschnittzeichnungen 53 und 54 enthalten. Man erkennt an diesen Zeichnungen auch, daß die subepidermalen Faserstränge mit dem Bau der Epidermis in näherer Beziehung stehen. Über den Faserbündeln nämlich sind die Epidermiszellen etwa dreimal so groß wie in den Zwischenräumen. Diese Zellen ragen infolgedessen über die Oberfläche hinaus und sind dadurch schon makroskopisch als allerfeinste Längsrippen an der Blattfläche erkennbar. In Begleitung der Sklerenchymfaserstränge findet man zumeist eine oder zwei Reihen von Kristallzellen. In Fig. 53 und 54 sind diese Zellen mit ihren Kristallen eingezeichnet. Näheres über die Kristallzellen möge man im Abschnitt „Kristallzellen" S. 50 nachlesen.

Ich habe in diesem Abschnitt noch nicht von einer bestimmten Art von Faserbündeln gesprochen, die eine besondere Stellung einnehmen. Das sind die kleinen Bündelchen, die die Luftkammern durchziehen. In der Literatur habe ich keinen Hinweis darauf finden können. Nur bei de Bary (1877) steht auf Seite *226—227* eine kurze Notiz, worin von ähnlichen Bündeln die Rede ist, die Duval-Jouve im Blattstiel von *Thalia dealbata* fand. Es handelt sich bei *Typha* um kleine Sklerenchymfaserbündelchen, die, eingehüllt in

einer aus Kristallzellen bestehenden Scheide, die Luftkammern und Diaphragmen in der Blattlängsrichtung durchziehen. Über die Verteilung dieser Elemente ist das Nötige schon auf Seite 45 gesagt. In Figur 55, 6 ist ein Bündel gezeichnet, das gerade in Höhe eines Diaphragmas quer geschnitten wurde. Es besteht aus drei Faserzellen, die von drei Reihen von Kristallzellen begleitet sind. Mehrere Parenchymzellen umschließen dieses Bündel. An diese Parenchymscheide stoßen sechs Sternzellen des Diaphragmas an. Ein Bündelchen im optischen Längsschnitt ist in Fig. 55, 7 dargestellt. Hier dienen die Kristallzellen als Scheide. Zwei Fasern sind im Innern geschnitten. Gewöhnlich sind die Faserbündel rings von Kristallzellen umgeben. An diese Kristallzellen setzen hier und da die langen, dünnen Arme des die Kammern ausfüllenden feinen Sternparenchyms an.

Zur Cytologie der Sklerenchymfaserzellen des Blattes von *Typha* ist nach dem bei *Sparganium* Gesagten wenig hinzuzufügen. Die Zellen der beiden Pflanzen sehen einander sehr ähnlich; mehrkernige Fasern habe ich nicht gefunden.

Entwicklung.

Über die Entwicklung ist bei Haberlandt (1879, S. 9) Näheres zu finden. Es sei mir gestattet, die wesentlichen Sätze hier anzuführen:

„Auch diese Bastbündel gehen bloß aus sehr wenigen Meristemzellen hervor; manchmal sind es 3—4 neben oder übereinanderliegende Zellen, gewöhnlich zwei, nicht selten bloß eine. Auch der Fall kommt vor, daß zwei Meristemzellen nur in ihren benachbarten Hälften zu Bastcambium werden, während sich die beiden anderen Hälften rechts und links zum grünen Parenchym schlagen."

„... treten in diesem Falle zuerst hauptsächlich radiale Wände auf, welche übrigens häufig schief ansetzen und so zu einer ziemlich unregelmäßigen Entstehungsweise des Bastcambiums Anlaß geben. Es folgen dann rasch die sogenannten Allwärts-Teilungen und bald ist ein Cambiumbündel gebildet, welches schließlich zum Baststrange wird." Zwei Figuren erläutern diesen Text.

Dieser Schilderung habe ich nichts hinzuzufügen. Ich möchte aber noch etwas näher auf die Faserbündelchen der Luftkammern eingehen. Ich habe versucht, eine Entwicklungsreihe in den Figuren 55, 1—5 darzustellen, die nach Mikrotomschnitten gezeichnet sind. Nebenzeichnungen, die die Entstehungsfolge der Wände verdeutlichen sollen, sind beigefügt. Die Bündel gehen fast stets aus einer einzigen Zellreihe hervor; während die Zellen der Umgebung, ohne sich noch zu teilen, sich durch Interzellularenbildung in Schwammparenchym verwandeln, gehen in den Faserbündel-Mutterzellen die von Haberlandt (1879) benannten „Allwärts-Teilungen" vor sich. Von diesen jungen Zellabkömmlingen wird ein Teil zu Fasern, ein Teil zu Kristallzellen und wahrscheinlich bleibt ein Teil paren-

chymatischer Natur. Besondere Regelmäßigkeiten konnte ich nicht auffinden. Welche Zellen zu Fasern und welche zu Kristallzellen werden, ist bis zum Stadium der Figur 55, 5 nicht festzustellen. Ich vermute, daß diejenigen Zellen, in denen die großen Kerne liegen, zu Fasern sich ausbilden. An dieses letzte Jugendstadium würde sich das fertige der Figur 55, 6 angliedern und damit die Entwicklungsreihe abschließen. Es ist natürlich auch bei diesen Bündeln zu erwarten, daß die Zahl der in manchen Querschnitten auftretenden Faserzellen sich durch Spitzenwachstum der Fasern vergrößert.

4. Spaltöffnungen.

Die Spaltöffnungen von *Typha latifolia* ähneln denen von *Sparganium ramosum* in Verteilung, Lage und Bau ganz außerordentlich. Auch sie liegen auf der Ober- und Unterseite des Blattes über den Luftkammern. Auf einem mm^2 zählte ich 496 auf der Dorsalseite und 548 auf der Ventralseite, also erheblich mehr, als bei *Sparganium*. Die Hauptachsen der Spaltöffnungen sind denen des Blattes parallel. Die von den älteren Blättern umschlossenen Blattregionen, also die unteren Teile, besitzen nur ganz wenige Spaltöffnungen. Die Schuppenblätter sind frei von Spaltöffnungen. In Fig. 56 ist außer einem Quer- (a) und einem Längsschnitt (b) eine Flächenansicht (c) der dorsalen Epidermis gezeichnet, um die Verteilung der Spaltöffnungen zu zeigen. Die drei vertikalen Zellreihen, die keine Spaltöffnungen enthalten, liegen über einem Sklerenchymfaserbündel. Im anatomischen Bau des Spaltöffnungsapparates bestehen nur ganz geringfügige und nebensächliche Unterschiede gegenüber *Sparganium*, so daß es mir zu genügen scheint, wenn ich auf die Zeichnungen 56 verweise, die eine ausgewachsene Spaltöffnung im Blattquer- und Längsschnitt zeigen. Auch in ihrer Entwicklung stehen die Spaltöffnungen denen von *Sparganium* so nahe, daß wesentlich Neues nicht zu berichten ist.

5. Kristallzellen.

Bei de Bary (1877 S. 149) findet sich die Angabe, die *Typha*-arten seien kristallfrei. Hiergegen wendet sich Paschkewitz (1882) und stellt fest, daß *Typha latifolia* sowohl Raphiden als auch Drusen und prismatische, klinorhombische Kristalle enthält. Über die letzte Art der Kristalle liest man bei H. Reimers (1919), der allerdings nur *Typha angustifolia* untersuchte, auf S. 86: „Zwischen Epidermis und Bastfaserbündel liegen die Calciumoxalatkristalle eingelagert. Es sind langgestreckte, rechteckige Säulen. Sie gehören aber nicht dem tetragonalen System an, denn man erkennt fast immer an dem einen Ende des Kristalls einen einspringenden Winkel, während das andere dachförmig zugespitzt ist. Demnach handelt es sich um „Schwalbenschwanz"-Zwillinge des rhombischen Systems". Derselbe Verfasser stellt auf Seite 88 den Irrtum von E. Ulbrich [Kunststoffe, Jahrgang 8, S. 268 (1918)] und von

Graebner, Medlewska und Zinz (1919, S. 41) richtig, die die Kristallzellen der Faserbündel für leere kurze Sklereiden hielten.

Das Laubblatt von *Typha latifolia* enthält drei Arten von Kristallen: Kristalle, die Drusen gebildet haben, Raphiden und Einzelkristalle.

Kristalldrusenzellen.

Kristalldrusenzellen liegen in den mehrschichtigen Diaphragmen in großen Mengen; einschichtige Diaphragmen dagegen sind kristallfrei. Drusen findet man außerdem auch im Assimilationsparenchym und in dem darunter gelegenen Speicherparenchyms, während die von der Blattoberseite zur Unterseite verlaufenden Kammerlängswände keine Drusen aufweisen. Die Drusenzellen sind polygonale Gebilde von der Größenordnung einer Zelle des Assimilationsparenchyms; ihre Wände sind meist konvex gegen die benachbarten Zellen vorgewölbt. Wenn die Drusenzellen im Diaphragma liegen, besitzen sie zuweilen kleine Arme, wie Fig. 57, 1 zeigt, welche einen Ausschnitt aus dem Rand eines Diaphragmas darstellt. Es ist nur eine Schicht des mehrschichtigen Diaphragmas gezeichnet worden. Fig. 57, 2 zeigt eine Drusenzelle in ähnlicher Orientierung, und Fig. 57, 3 stellt eine Drusenzelle im Blattlängsschnitt d. h. im Querschnitt eines Diaphragmas dar. Die Form der Drusen selbst ähnelt in ihrer Unregelmäßigkeit und Zerklüftung sehr der Form von *Sparganium ramosum.* Eine besondere Form, die von Paschkewitz (1882) als garbenförmig eingeschnürt bezeichnet wird, findet man hier und da. Die eine Druse der Fig. 57, 1 zeigt eine solche Gestalt. Viele Nadeln, die in eine oder schwalbenschwanzförmig in zwei Spitzen auslaufen, sind garbenähnlich miteinander verwachsen.

Raphidenzellen.

Raphidenzellen fand ich im Speichergewebe am Rande des Assimilationsparenchyms (Fig. 53 R) in ganz ähnlicher Lage, wie bei *Sparganium ramosum,* doch scheint diese Art von Zellen nicht ganz so streng an die Nähe der Leitbündel gebunden, sondern in gleichmäßigerer Verteilung über die ganze Blattfläche verstreut zu sein. Die Längsachse der Raphidenzellen stimmt in ihrer Richtung mit der Blattlängsachse überein. Die Größe der Zellen ist recht verschieden. Man findet alle Übergänge von der Größenordnung der Speicherzellen bis zu Längen, die ¾ der Luftkammerhöhe ausmachen. Der Bau der Raphidenzelle ist genau der gleiche, wie bei *Sparganium ramosum,* und auch die Entwicklung zeigt keine Unterschiede. Die Schuppenblätter führen ebenfalls Raphiden in oft überraschend großer Häufigkeit.

Zellen mit Einzelkristallen.

Diejenigen Zellen, die Einzelkristalle enthalten, sind Begleiter der Fasern. Stets sind sie in langen Reihen hintereinanderliegend

an der Peripherie der Faserbündel zu finden. Sowohl die Faserbündel, die unter der Epidermis liegen, als auch die Bündel in den Längslamellen und schließlich die Bündelchen, die die Luftkammern durchziehen, haben solche Kristallzellreihen als Begleiter. Bei der erstgenannten Art von Faserbündeln erkennt man zumeist nur eine, selten zwei Zellen im Querschnitt (Fig. 53, 54). Eine wenig größere Anzahl von Kristallzellreihen begleitet die Fasern der Luftkammerlängswände. Am reichlichsten versehen mit Kristallzellreihen sind die kleinen Faserbündelchen, die durch die Diaphragmen und Luftkammern vom Blattgrund bis fast zur Spitze sich erstrecken; diese sind manchmal vollständig von einer einschichtigen Scheide von Kristallzellen umgeben. Schneidet man ein solches Bündelchen längs, so wird die Scheide an zwei Seiten getroffen, wie Fig. 55, 7 zeigt. Fig. 57, 4 ist nach einem Längsschnitt senkrecht zur Blattfläche gezeichnet, der ein subepidermales Faserbündel in seiner Peripherie tangential getroffen hat. Obwohl diese Zeichnung bei schwächerer Vergrößerung abgebildet wurde, als die Fig. 55, 7 (178 × gegen 335 ×), sind die Kristalle doch noch erheblich größer als die in der Scheide der Fasern, die die Luftkammern durchziehen. In Fig. 55, 6 ist ein Faserbündel von letzterer Art im Querschnitt gerade in Höhe eines einschichtigen Diaphragmas abgebildet. Man erkennt das Sternparenchym und die Interzellularen in der Umgebung des Bündels. Das Bündel ist umgrenzt von einem Ring einarmiger Parenchymzellen. Innerhalb dieses Ringes befindet sich ein zweiter, der aus mäßig verdickten Zellen besteht und als die Parenchymscheide des Bündels anzusehen ist. Der Bündelquerschnitt läßt drei Sklerenchymfasern erkennen, die von drei Kristallzellreihen begleitet werden.

Die Form der Kristalle ist aus Fig. 55, 7 und Fig. 57, 4 und 5 zu ersehen. Es sind langgestreckte prismatische Gebilde, die an beiden Enden abgeschrägt sind. An einem Ende zeigen sie einen ausspringenden, am anderen in der Regel einen einspringenden Winkel. Im Grenzfall kann das Ende auch nur eine Schrägfläche besitzen. Ihr Querschnitt ist rechteckig. Betreffs ihrer Einordnung in das mineralogische System komme ich auf die auf Seite 50 zitierten Sätze zurück (H. Reimers 1919), wonach man es mit „Schwalbenschwanz-Zwillingen" des rhombischen Systems zu tun hat. Diese Angabe beruht wahrscheinlich auf einem Irrtum. Zwischen gekreuzten Nikols zeigen die Kristalle nämlich von zwei Seiten gerade Auslöschung. Bei der geringen Größe der Kristalle lassen sich nähere Feststellungen kaum machen. Die angegebenen Eigenschaften und besonders die Ausführungen Alberts Freys (1925) berechtigen mit großer Wahrscheinlichkeit zu der Annahme, daß die Kristalle aus dem Monohydrat des Calciumoxalats ($Ca\,C_2O_4 \cdot 1\,H_2O$) bestehen und daß sie Zwillinge des monoklinen Systems sind.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Zellen geht hervor, daß es sich um echte Kristallzellreihen handelt. Zellen des Meristems strecken sich gemeinsam mit denen, die die Sklerenchymfasern

bilden; während diese jedoch keine Teilungen mehr durchmachen, treten in den Kristallzellen liefernden Zellen noch weiterhin Querwände auf. Diese Querteilung ist beendet mit der ersten Anlage der Kristalle. Die mit p bezeichneten, schief gestellten Wände der Figuren 55, 7 und 57, 4 sind primäre Wände, die also schon im meristematischen Zustand angelegt worden sind; die übrigen Querwände der Kristallzellen, die rechtwinklig oder nahezu rechtwinklig zu den Längswänden gerichtet sind, deuten damit an, daß sie sekundär eingeschoben sind.

6. Schleimdrüsen.

Über die Schleimdrüsen bei *Typha* hat meines Wissens zuerst Falkenberg (1876) geschrieben. Er stellte auch schon fest, daß die Zellen einer Drüse durch Querteilungen einer Mutterzelle entstehen, daß ihre Außenwand nicht cutinisiert und mit reichlichem Schleim bedeckt ist. In der Schleimabsonderung erblickt er ein Mittel zur Verminderung des Reibungswiderstandes der jungen Knospenteile. Raunkiär (zit. bei Kirchner, Loew und Schröter (1908) hält den Schleim für ein Schutzmittel gegen Einknicken durch Winddruck (vergl. S. 55). Nur ganz beiläufige Erwähnung finden die Schleimdrüsen bei K. Schumann (1904, S. 497) und bei Graebner (1900). Kirchner, Loew und Schröter (1908) gehen etwas näher auf die Verteilung und Funktion ein.

Die Schleimdrüsen von *Typha latifolia* sitzen in der Epidermis der Blattoberseite. Sie sind sehr zahlreich in den Scheiden der Blätter, insbesondere der Schuppenblätter. Es sind in der Blattlängsrichtung gestreckte, länglich ovale Zellgruppen, die ein wenig über die Epidermis hinausragen und einen hellgelb bis gelblichbraun gefärbten Zellinhalt haben. Sie sind nur vor den Leitbündeln zu finden; über den Luftkammern fehlen sie völlig. Wie schon Falkenberg bemerkte, lassen ihre Außenwände keine Cutinisierung erkennen. Sie erscheinen aufgetrieben und geben mit Methylenblau die Schleimreaktion. Auch auf der Außenseite läßt sich Schleim nachweisen. Im Innern der Zellen befindet sich ein eigentümlicher Körper, der durch verschiedene Reaktionen sich als verwandt mit dem Raciborskischen Myriophyllin erweist. Schilling (1894) hat bei anderen Objekten, die ebenfalls Schleimdrüsen besitzen, in deren Zellen ähnliche Körper gefunden. So stimmt z. B. die Entwicklung des Inhaltskörpers mit dem von Raciborski (1893) und einigen von Schilling beschriebenen weitgehend überein. Kleine, helleuchtende rundliche Gebilde treten im Jugendstadium der Zellen im Plasma auf; diese vergrößern sich und fließen zuweilen zusammen. In späteren Stadien nimmt dann der Inhalt eine gelbliche Färbung, die im Alter sich bis zum Braun steigern kann, an.

Die Reaktionen habe ich zum großen Teil nach den Angaben von Raciborski (1893) und von Schilling (1894) ausgeführt. Es sollen im folgenden einige charakteristische behandelt werden:

Methylenblau wurde von dem Inhaltskörper aus verdünnten Lösungen gespeichert.

Osmiumsäure gab einen schwarzen Niederschlag.

Konzentrierte Ferrichloridlösung rief eine braune Färbung, die eine leicht grünliche Nuance besaß, hervor. (Dieselbe Färbung erhielten auch einige im Innern der Blattspitzen verstreute Zellen).

Fehlingsche Lösung erzeugte einen rotbraunen Niederschlag.

Pikronigrosinlösung färbte den Inhalt grün.

Chrom-Essigsäure gab gelblich- bis grünlichbraune Färbung.

Vanillin-Salzsäure stellte ich her nach einer Vorschrift, die Molisch (1923, S. 134) für ein Reagens auf Phloroglucin angibt. In einem Gemisch von 0,5 g Alkohol abs. + 0,5 g Wasser und 3,0 g konzentrierte Salzsäure werden 0,005 g Vanillin gelöst. Die Lösung muß frisch sein. Dieses Reagens gab eine kirschrote Färbung. Übrigens trat die Färbung auch bei Alkoholmaterial ein, obwohl Schilling angibt, daß das Myriophyllin in Alkohol sich derart verändere, daß es bei Behandlung mit Vanillin-Salzsäure die bezeichnende Reaktion nicht mehr gebe; wobei allerdings nicht ganz klar zu ersehen ist, ob nicht Schilling nur speziell den Inhaltskörper der Schleimorgane von *Ceratophyllum demersum,* bei dessen Besprechung er diese Bemerkung macht, meint.

Noch eine Schleimreaktion möchte ich erwähnen, die ich nach einer Angabe von Schilling (S. 347) ausführte und die dem Nachweis von Schleim dient. Man legt Blattstücke in eine Bleiessiglösung, wäscht gut aus, bringt die Objekte einige Minuten in eine verdünnte Kaliumbichromatlösung und wäscht dann wieder gut aus. Macht man nunmehr Schnitte durch die Blattstücke, so sieht man in dem Schleim einen Niederschlag von gelbem Bleichromat.

Durch die Reaktionen halte ich es für erwiesen, daß das Sekret im Innern der Schleimdrüsenzellen ein Körper ist, der mit dem Raciborskischen Myrophyllin verwandt ist. Dieser Schluß wird bestärkt durch die Untersuchungen Schillings, der an anderen Wasserpflanzen in ähnlichen Organen ähnliche Stoffe fand. Nach Raciborski handelt es sich bei diesen Körpern um glukosidartige, leicht oxydierbare Substanzen.

Über die Form der Schleimdrüsenzellen sollen die Fig. 58a—c Aufschluß geben. Die Figuren sind bei gleicher Vergrößerung wie die von *Sparganium* gezeichnet worden; somit zeigt sich, daß sowohl die Zellgruppen als auch die einzelnen Zellen bedeutend größer sind als bei *Sparganium.* Die Zellen sind erheblich quer gestreckt und haben dabei die benachbarten Zellen zur Seite gedrängt. Fig. 58a stellt zwei Drüsen in der Aufsicht auf die Blattoberseite dar. Man sieht den enormen Unterschied zwischen den Größen der Schleimzellen und den umliegenden normalen Epidermiszellen. In der Blattlängsrichtung ist die Ausdehnung der Schleimdrüsen geringer, als die der Epidermiszellen. Nur die links und rechts an die Drüsen

grenzenden Epidermiszellen haben mehr Teilungen ausgeführt und kommen infolgedessen in dieser Beziehung den Schleimzellen gleich. Im Quer- und Längsschnitt ist eine Schleimdrüse in Fig. 58b und c abgebildet. Die Schleimzellen bilden nur eine Schicht und sind also, wie die Epidermis, dermatogenen Ursprungs.

Die Entwicklung der Schleimdrüsen geht auf eine Mutterzelle zurück, die sich vorerst wiederholt in der Blattquerrichtung teilt. Die Zellen wachsen stark in die Breite und wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben, werden auch Wände gebildet, die in der Blattlängsrichtung verlaufen. (Fig. 58a). Der Inhaltskörper tritt schon frühzeitig auf, lange bevor die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben. Die beiden in Fig. 58a abgebildeten Schleimdrüsen entstammen je einer Mutterzelle. Oftmals sind zwei oder gar drei Mutterzellen benachbart. Dann liegen in den fertigen Stadien die 2 oder 3 Schleimdrüsen auf einem größeren Komplex eng zusammen, doch läßt sich fast stets noch genau bestimmen, wieviel und welche Zellen einer gemeinsamen Mutterzelle entstammen.

Über die Funktion des Schleimes sind in der Literatur eine Menge verschiedener Ansichten geäußert worden. Falkenberg (1876) sieht in dem Schleim der *Typhaceen* ein Mittel zur Verminderung des Reibungswiderstandes der jungen Knospenteile, wodurch ein sanftes Vorbeigleiten der stärker wachsenden jüngeren Blätter an den älteren ermöglicht wird. Auch Raunkiär (zitiert bei Kirchner, Loew und Schröter 1908) vermutet in dem *Typha*schleim ein Schmiermittel; doch soll hier die gegenseitige Verschiebung vornehmlich der älteren Blätter bei dem Verbiegen der Pflanze durch Winddruck erleichtert werden. Die folgenden Autoren befassen sich allgemein mit schleimbildenden Wasserpflanzen. Stahl (1888) vertritt die Ansicht, daß der Schleim ein wirksames Schutzmittel gegen die Angriffe von pflanzenfressenden Tieren, speziell Schnecken darstelle. Nach Goebel (1889—1893, S. 232—237) hat die Schleimhülle die Bedeutung, „daß dieselbe Wasser sehr fest hält und so den Hindurchtritt von Wasser erschwert". Schilling vertritt im Jahre 1894 (S. 360) dieselbe Ansicht: „Der Schleim ist als Schutzmittel der jungen Pflanzenteile gegen die unmittelbare Berührung mit Wasser anzusehen". Gegen diese Auffassung Goebels und Schillings wendet sich W. Hunger (1899). Er tritt für die Meinung seines Lehrers Stahl ein und glaubt durch Versuche mit Wasserschnecken nachgewiesen zu haben, daß der Schleim bei Wasserpflanzen ein Schutzmittel der jungen Pflanzenteile gegen Schneckenfraß ist. Er mißt dem Schleim „die Bedeutung eines Gleitmechanismus und eines mechanischen Schutzmittels" zu.

D. Zusammenfassung.

1. Im anatomischen Bau der Blätter ist die nahe Verwandtschaft von *Sparganium* und *Typha* deutlich ausgeprägt. Bei beiden Pflanzen finden wir in den Blättern die Luftkammern, die Leitbündel, die Sklerenchymfaserbündel, die Spaltöffnungen, die Kristallzellen und die Schleimdrüsen in ähnlicher Lage.

2. Die Luftkammern sind in ihrer Anordnung verschieden, stimmen jedoch in Bau und Entwicklung gut überein.

3. Die Leitbündel haben sehr große Ähnlichkeit. Sie sind kollateral und von einer unterbrochenen Faserscheide umgeben. Ihre Entwicklung ist übereinstimmend.

4. Faserbündel kommen isoliert, mit Cambiformzellen oder mit Leitbündeln verbunden vor. Sie entstehen aus Procambiumsträngen. Die Fasern verlängern sich durch gleitendes Wachstum.

5. Die Spaltöffnungen entstehen aus dem Dermatogen. Bei *Sparganium* bilden sich zunächst die beiden Nebenzellen. Darauf teilt sich die dazwischen liegende Spaltöffnungsmutterzelle in die beiden Schließzellen. Die Atemhöhle entsteht schizogen. Ganz ähnlich sind die Vorgänge bei *Typha*.

6. Die Blätter von *Sparganium* und *Typha* enthalten Kristalldrusenzellen und Raphidenzellen. Jede dieser Zellen geht aus einer Meristemzelle hervor. Bei Typha finden sich außerdem noch Zellen, die Calciumoxalatmonohydrat enthalten und im Gefolge der Faserbündel liegen. Sämtliche Kristalle bestehen aus Calciumoxalat.

7. Schleimdrüsen sind auf der Blattoberseite besonders in der Region der Scheide häufig. Die Schleimabsonderung ist bei *Typha* stark, bei *Sparganium* schwach. Die der Epidermis angehörenden Drüsenzellen enthalten einen gelbbraunen Körper, der wahrscheinlich dem Raciborskischen Myriophyllin nahe steht.

E. Literaturverzeichnis.

1877. de Bary, A.: Vergl. Anatomie d. Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

1898. Deinega, V.: Beitr. zur Kenntnis d. Entwicklungsgesch. d. Blattes u. d. Anlage d. Gefäßbündel. Flora **85**, 439—489.

1861. Eichler, A. W.: Entwickl.-Gesch. d. Blattes mit besond. Berücksichtigung d. Nebenblattbildungen. Marburg 1861.

1900. Engler, A.: Das Pflanzenreich. Typhaceae, Sparganiaceae. Heft IV, 8 und 10.

1876. Falkenberg, P.: Vergl. Untersuch. über d. Bau d. Vegetationsorgane d. Monokotyledonen. Leipzig 1876.

1867. Frank, A. B.: Über d. Entstehung d. Interzellularräume d. Pflanzen. Leipzig 1867.

1925. Frey, A.: Calciummonohydrat und -Trihydrat in d. Pflanze. Vierteljahrsschrift d. Naturforsch. Ges. in Zürich. Jahrg. **70**, 1. Heft, 1—66.

1889—1893. Goebel, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1889—1893.

1923. Goebel, K.: Organographie d. Pflanzen III. Jena 1923.

1900. Graebner, P.: Typhaceae, Sparganiaceae. [cit. in Engler (1900)].

1919. Graebner, Medlewska, Zinz: Typha als Nutzpflanze. Angewandte Botanik **1**, 30—48, 98—103.

1879. Haberlandt, G.: Entwicklungs-Gesch. d. mechan. Gewebesystems d. Pflanzen. Leipzig 1879.

1924. Haberlandt, G.: Physiolog. Pflanzenanatomie. Leipzig 1924.

1868. Hanstein, J.: Über d. Organe d. Harz- u. Schleimabsonderung in d. Laubknospen. Bot. Ztg. 1868.

1915. Herrig, F.: Beitr. z. Blattentwicklung einiger phanerogamer Pflanzen. Flora **107**, 327—350.

1868. Hofmeister, M. W.: Allgem. Morphol. d. Gewächse. Leipzig 1868.

1899. Hunger, W.: Über d. Funktion d. oberflächlichen Schleimbildung im Pflanzenreiche. Diss. Jena 1899.

1908. Kirchner, Loew, Schröter: Lebensgeschichte d. Blütenpflanzen Mitteleuropas. I., 1. 345—394.

1899. Kohl, F. G.: Untersuch. über d. Raphidenzellen. Bot. Zentralbl. **79**, 273—282.

1886. Krabbe, G.: D. gleitende Wachstum b. d. Gewebebildung d. Gefäßpflanzen. Berlin 1886.

1887. Kronfeld, M.: Über Raphiden bei Typha. Bot. Centralbl. **30**, 154 bis 156.

1923. Molisch, H.: Mikrochemie d. Pflanze. Jena 1923.

1882. Paschkewitz, W.: Über Kristalle in Typha latifolia. Ref. in Botan. Ztg. **40**, 26—27.

1893. Raciborski, M.: Über d. Inhaltskörper d. Myriophyllumtrichome. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. **11**, 348—351.

1895—1899. Raunkiär, C.: De Danske Blomsterplanters Naturhistorie I, Kopenhagen 1895—1899.

1919. Reimers, H.: Zur Anatomie einheimischer Faserpflanzen. Mittlgn. d. Dtsch. Forschungsinst. f. Textilstoffe in Karlsruhe i. B. 1919.

1895. Saccardo, F.: Ricerche sull'anatomia delle Typhaceae. Malpighia **9**, 3—30. (Ref. v. Zimmermann im Bot. Centralbl. **66**, 173—174.)

1894. Schilling, A. J.: Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung d. Wasserpflanzen. Flora **78**, 280—360.

1924. Schmidt, A.: Histolog. Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot. Archiv. **8**, 345—404.

1845. Schnizlein: Dissertatio botanica de Typhacearum familia naturali. Nerölingiae 1845.

1904. Schumann, K.: Praktik f. morphol. u. syst. Botanik. 493—500.

1874. Schwendener, S.: D. Mechan. Prinzip im anatom. Bau der Monokotylen. Leipzig 1874.

1913. Sieben, H.: Einführung in d. bot. Mikrotechnik. Jena 1913.

1888. Stahl: Pflanzen und Schnecken. Jena 1888.

1866. Strasburger, E.: Ein Beitrag z. Entwicklungsgesch. d. Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. **5**, 297—342.

1913. Strasburger-Koernicke: Das Botan. Praktikum. Jena 1913.

1880. Treub, M.: Notice sur les noyaux des cellules végétales. Archives de Biologie publ. p. v. Beneden et v. Bambeke. T. 1—15.

1907. Velenovsky, J.: Vergl. Morphologie d. Pflanzen II. Prag 1907.

1927. Wiesner, J. v.: D. Rohstoffe d. Pflanzenreiches **I**, 648—649. Leipzig 1927.

1928. Zimmermann, W. A.: Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jahrb. f. wiss. Bot. **28**, 289—344.

F. Vergrößerungstabelle.

335 mal: Fig. 18—26, 28—31, 34—38, 55, 56 a, b
268 mal: Fig. 17, 53, 54, 57, 4, 5
236 mal: Fig. 3, 8, 43—45
178 mal: Fig. 7, 9—12, 32, 33, 39, 41, 42, 56 c, 57, 1—3
142 mal: Fig. 58
41 mal: Fig. 13—16, 50—52
32 mal: Fig. 4
18 mal: Fig. 40
15 mal: Fig. 46, 47
8 mal: Fig. 49
5 mal: Fig. 1, 5, 48
2 mal: Fig. 6
¼ mal: Fig. 2

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn *Prof. Dr. P. Clausen,* spreche ich für die freundliche Überlassung des Materials und für die unermüdliche Teilnahme an dem Verlauf meiner Arbeit meinen ehrerbietigen Dank aus.

Lebenslauf.

Ich, Alexander Bruno Heinrich Pessel, wurde am 25. Februar 1904 als Sohn des Lehrers Heinrich Pessel und seiner Ehefrau Adele, geb. Ferchau, in Kossebau, Kreis Osterburg, geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Von Ostern 1910 bis Ostern 1913 besuchte ich die Vorschule, trat alsdann in die Sexta des Reformrealgymnasiums zu Schönebeck an der Elbe ein und verließ diese Anstalt mit dem Zeugnis der Reife im März 1922.

Vom Sommer-Semester 1922 bis zum Sommer-Semester 1925 einschließlich studierte ich an der Technischen Hochschule Carolo-Wilhelmina zu Braunschweig Chemie und vom Wintersemester 1925 bis zum Sommer-Semester 1928 an der Universität Philippina zu Marburg Naturwissenschaften, insbesondere Botanik, Zoologie, Physik und Mathematik.

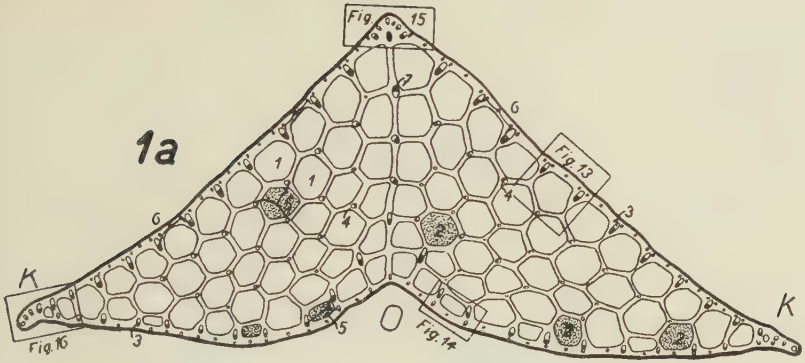
Das mathematisch-naturwissenschaftliche Staatsexamen bestand ich am 10. November, das Rigorosum am 28. November 1928. Seit dem Frühjahr 1929 halte ich mich als Studienreferendar in Magdeburg auf.

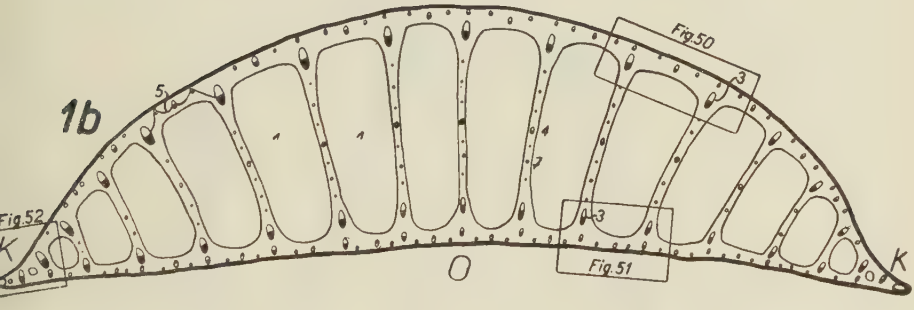
Meine akademischen Lehrer waren:

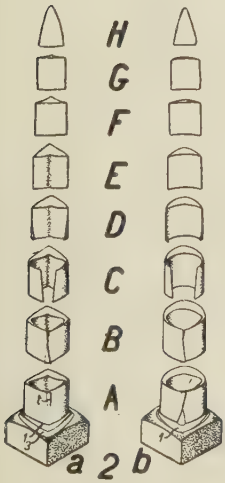
in Braunschweig: Herr Prof. Fries, Prof. Roth, Prof. Gassner, Prof. Diesselhorst;

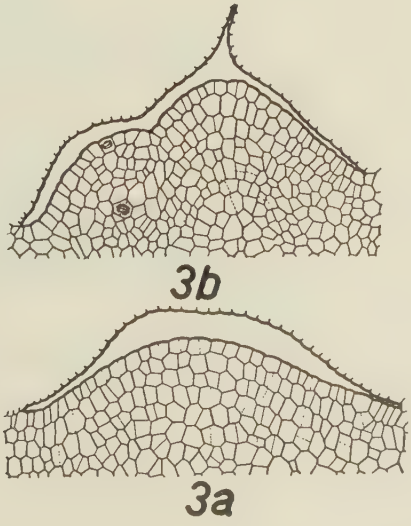
in Marburg: Herr Prof. Clausen, Prof. Nordhausen, Prof. Jaensch, Prof. Neumann, Prof. Krafft, Geh. Reg.-Rat Korschelt, Geh. Reg.-Rat v. Auwers.

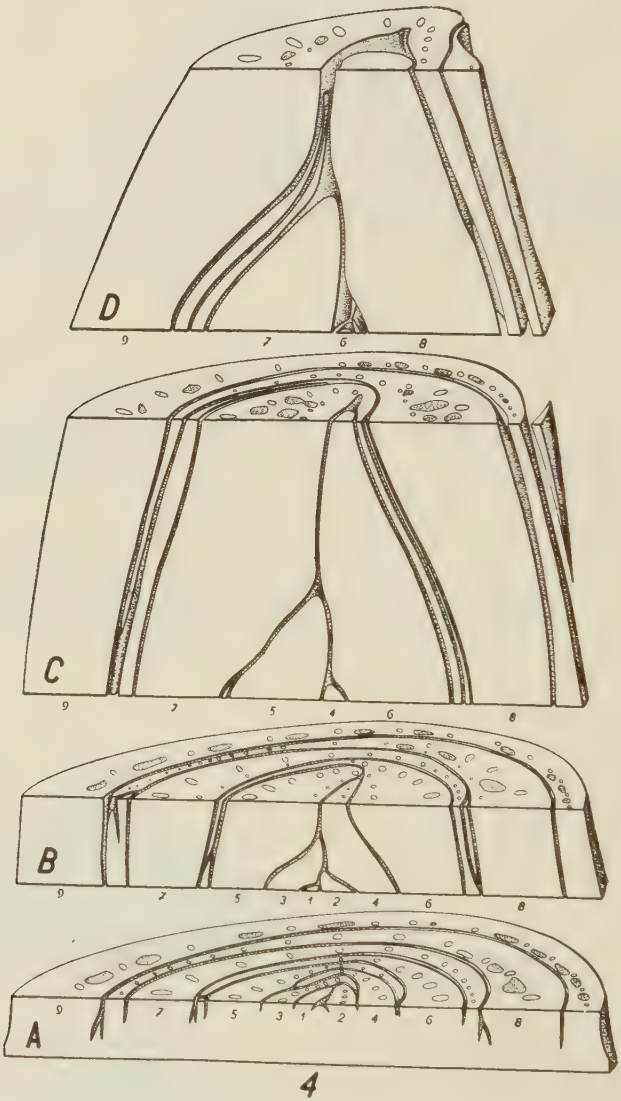
Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.


1a
Fig. 15
Fig. 13
Fig. 16
Fig. 14
K
K
O

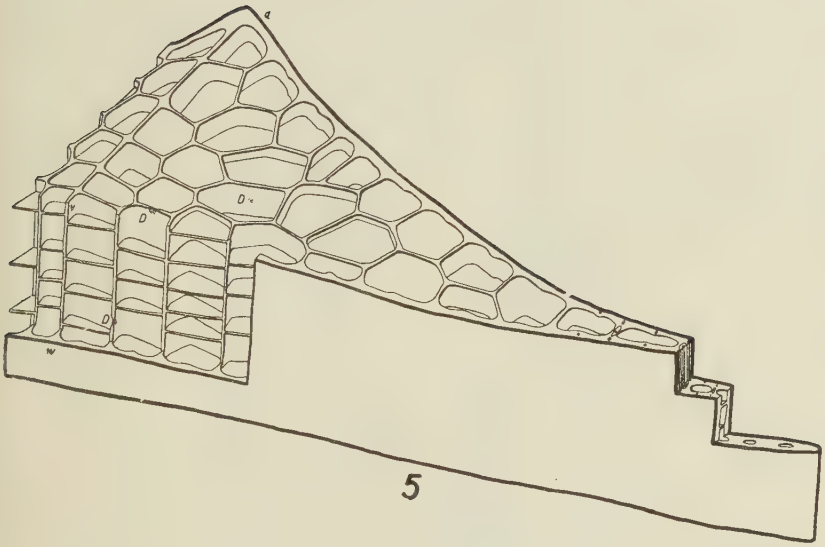

1b
Fig. 50
Fig. 52
Fig. 51
K
K
O


H
G
F
E
D
C
B
A
a
2
b

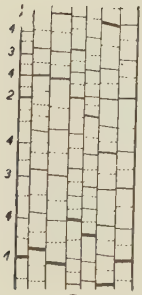

3b
3a



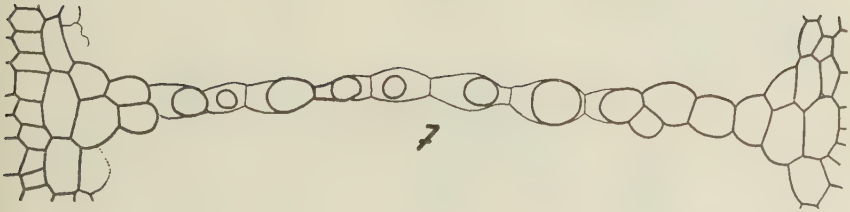
4



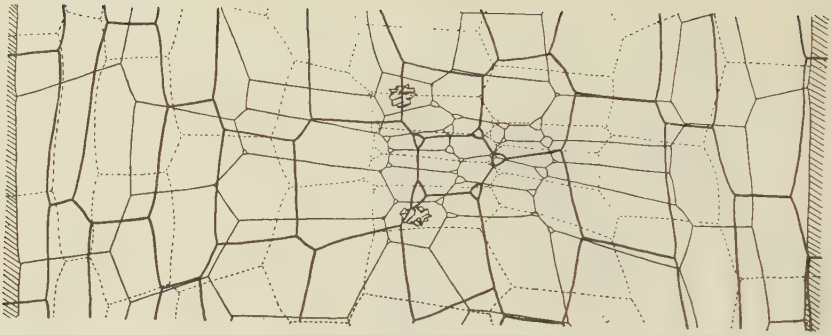
5



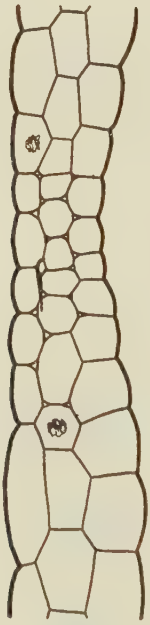
6



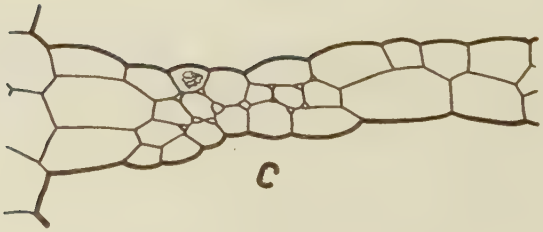
7



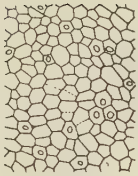
8 a



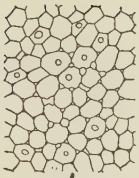
b



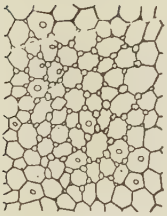
c



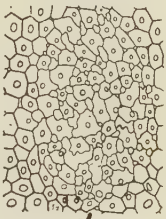
a



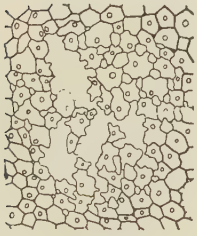
b



c



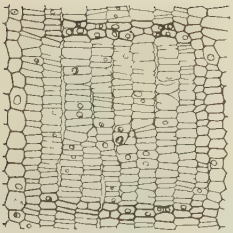
d



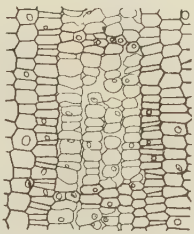
e

9

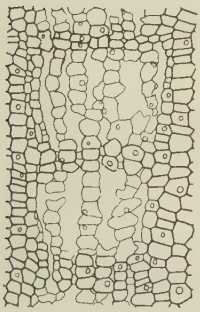
f



a

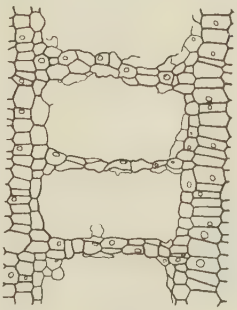


b

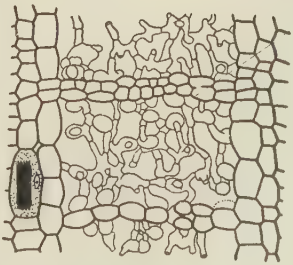


c

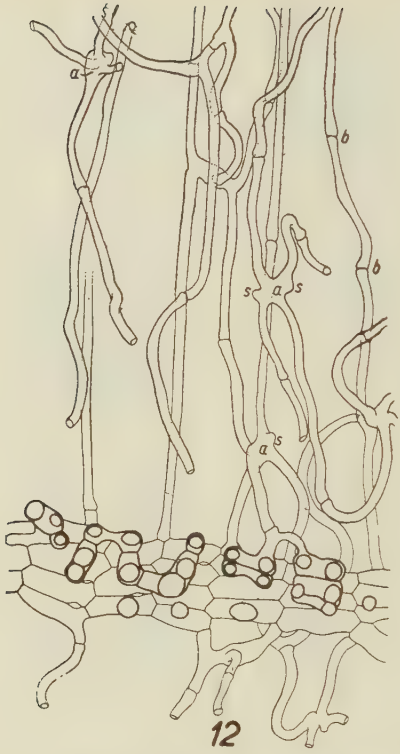
10

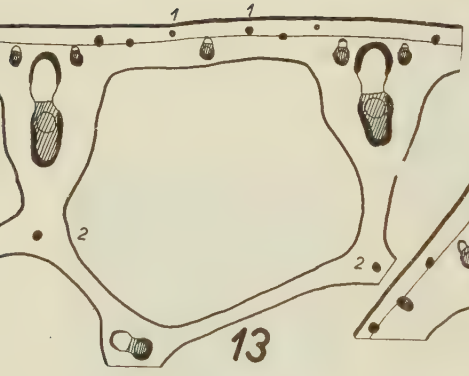


d



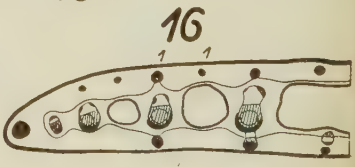
11

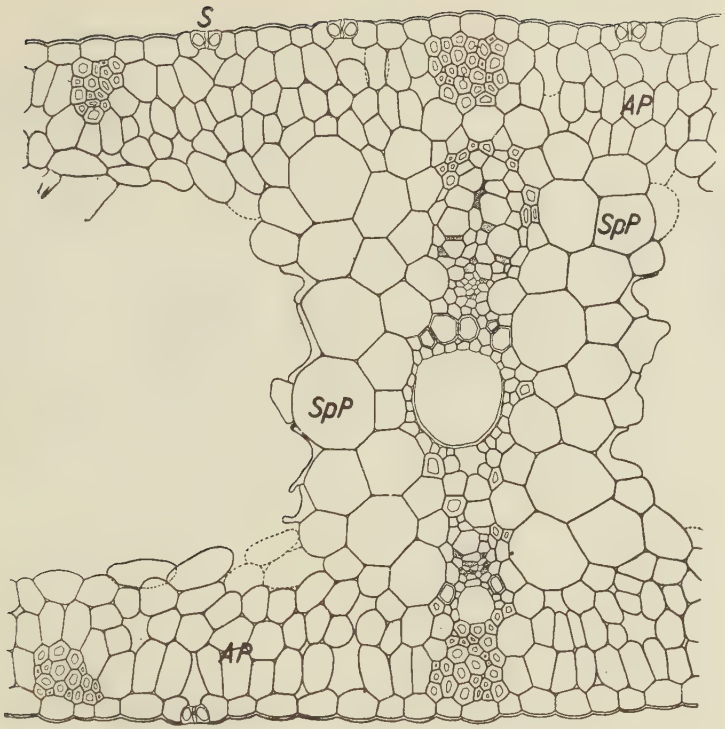

a
b
b
s
a
s
a
s
12


1
1
2
2
13

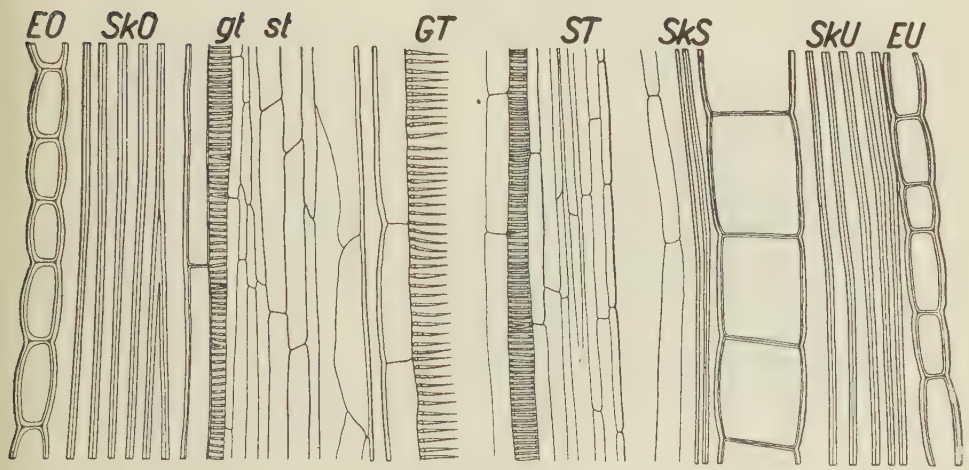
Faserscheide
Siebteil
Gefässteil
3
1
1
1
15

14
2
1
1
3
1

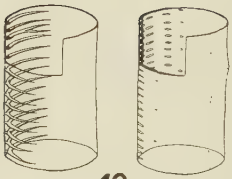

16
1
1



17



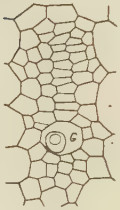
18



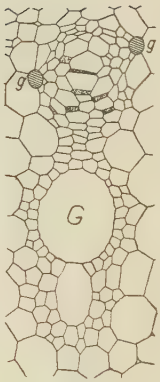
19

20

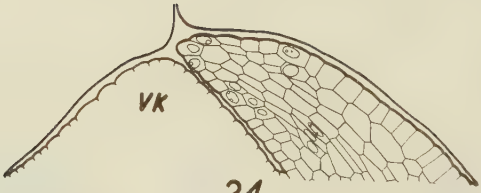
21



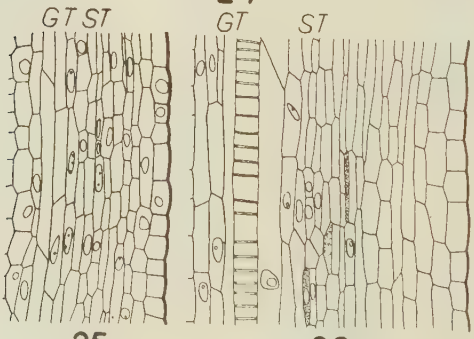
22



23

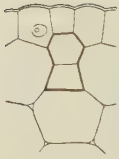


24

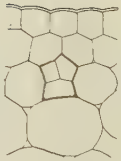


25

26

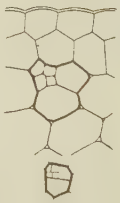


28



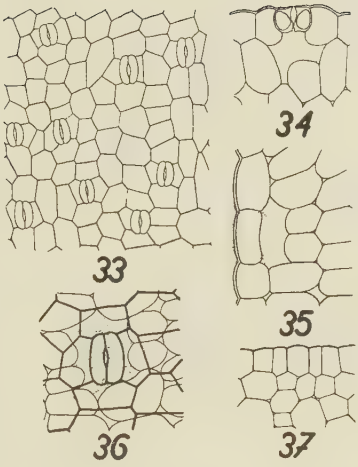
29

30

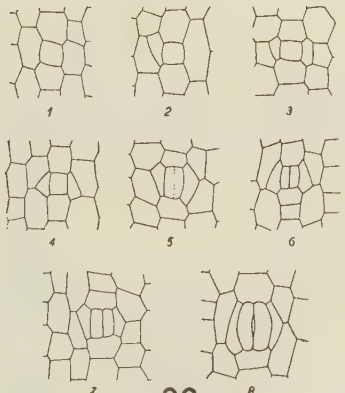


31

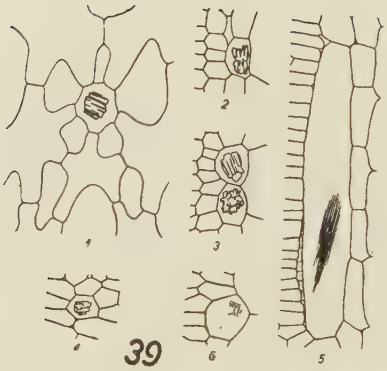
32



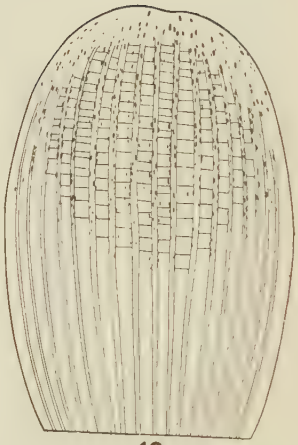
33 34 35 36 37



38



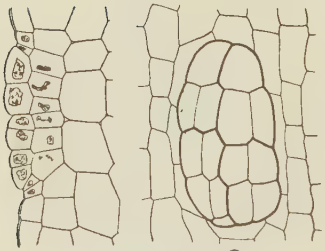
39



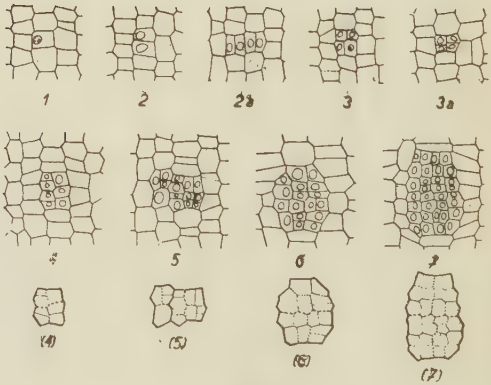
40

41

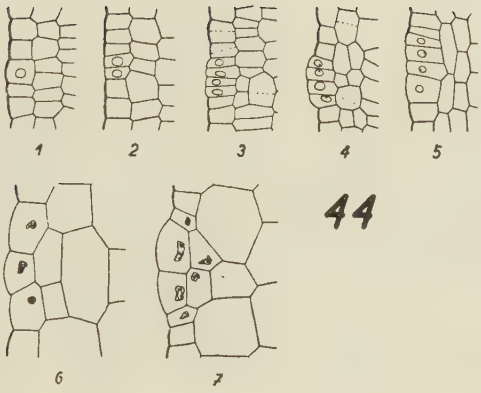
b



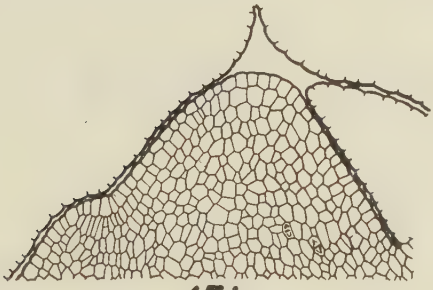
c 42 a



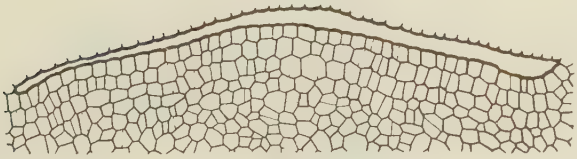
43



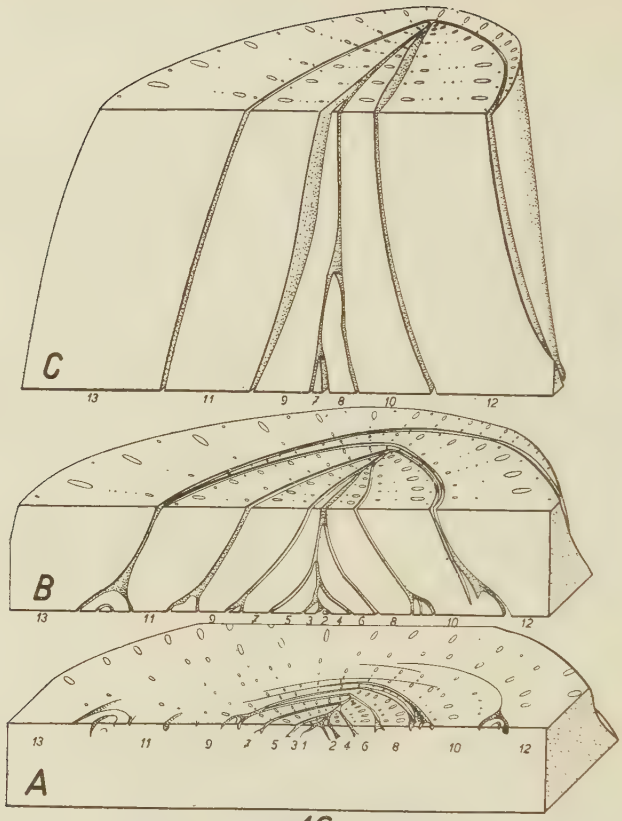
44



45b



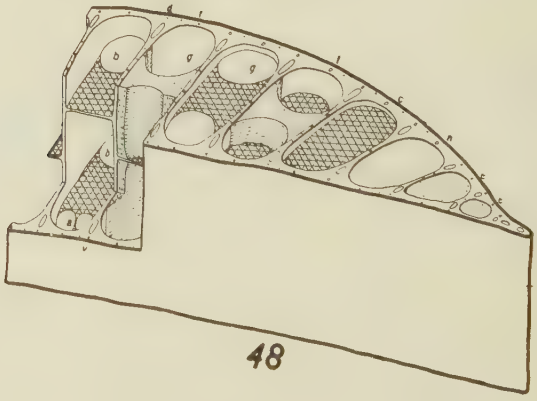
45a


C
13 11 9 7 8 10 12
B
13 11 9 7 5 3 2 4 6 8 10 12
A
13 11 9 7 5 3 1 2 4 6 8 10 12

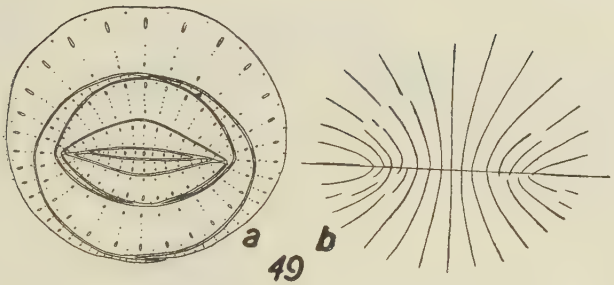
46

10 9 8 7 6 5 4 3 2

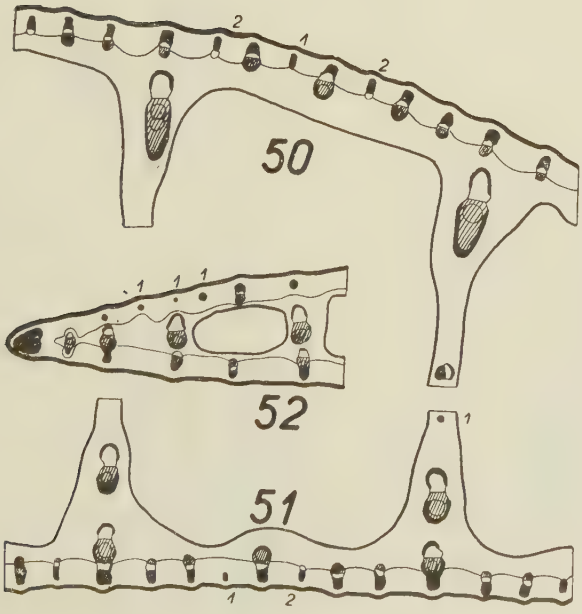
47



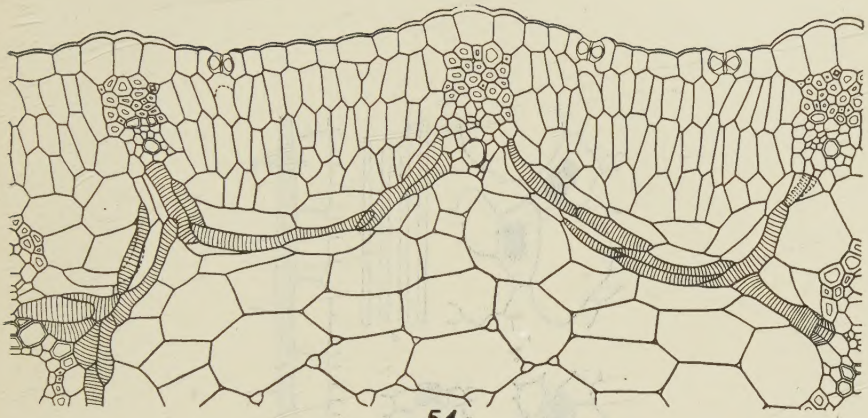
48



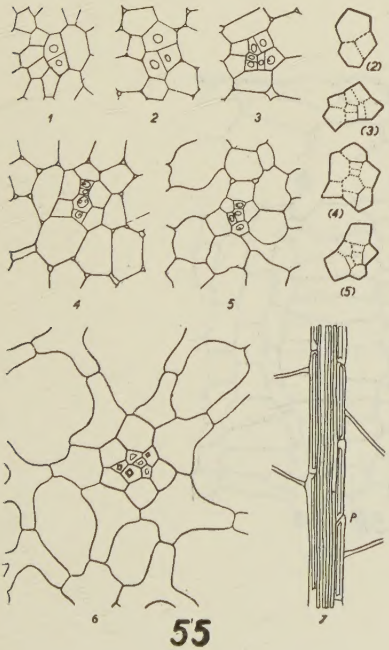
49



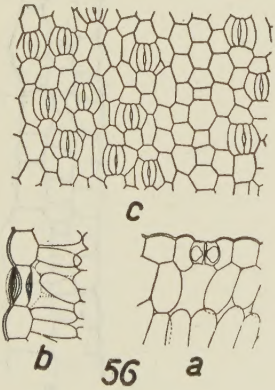
S
AP
SpP
R
AP
S
53



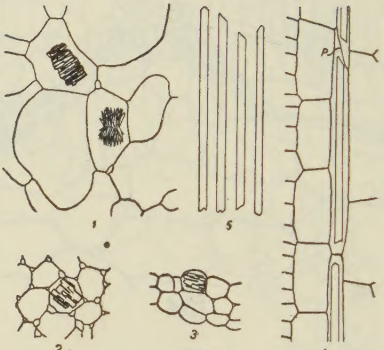
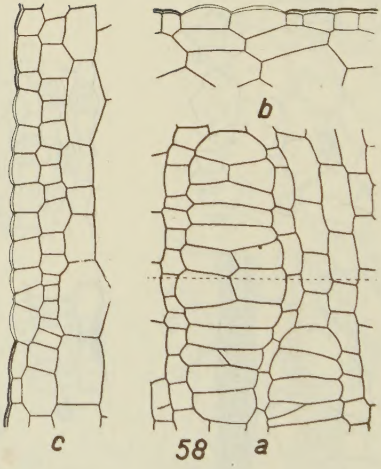
54



55



56



57